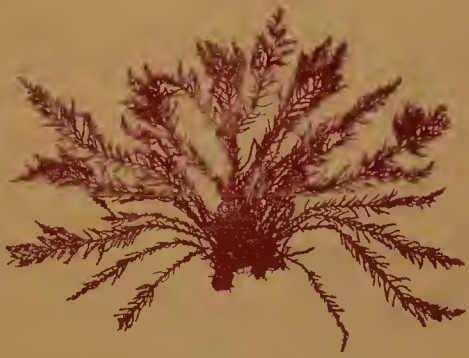
TOME X Fascicule 1-4

REVUE ALGOLOGIQUE

Fondée par P. ALLORGE et G. HAMEL

DIRECTEURS :

P. ALLORGE et ROB. LAMI



LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
DU
MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
10, RUE DE BUFFON, 10 — PARIS (V°)

REVUE ALGOLOGIQUE

TOME X

PARIS
1938

Sous : MNHN, Paris

Tome X Fascicule I-IV

REVUE ALGOLOGIQUE

Directeurs :

P. ALLORGE et Rob. LAMI

SOMMAIRE

J. FELDMANN. — Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères 1

K. BISWAS. — A new nannandrous *Oedocladium* from India 341

NÉCROLOGIE : Décès de Achille FORTI, Marshall-A. HOWE, G. BERTHOLD, G. KARSTEN 347

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Recherches sur la Végétation Marine de la Méditerranée.

La Côte des Albères

Par Jean FELDMANN

INTRODUCTION

Alors que, dès la première moitié du XIXe siècle, sous l'impulsion de AUDOUIN et MILNE-EDWARDS et de H. DE LACAZE-DUTHIERS, les zoologistes français prenaient conscience de la richesse inouïe de la faune marine et de l'importance que pouvait avoir son étude, les botanistes français, pour la grande majorité, n'ont pas toujours témoigné à l'étude des algues marines tout l'intérêt qu'elle mérite.

Il y a néanmoins d'illustres exceptions, et il suffit de rappeler les noms des THURET, des BORNET et des SAUVAGEAU pour montrer que, si le nombre des algologues français est restreint, l'œuvre de certains d'entre eux a contribué pour une très large part à fonder l'Algologie moderne.

Par sa situation géographique, la France est, de tous les pays d'Europe, la mieux placée pour les recherches d'algologie marine. Sur ses côtes occidentales de la Manche et de l'Océan, se rencontre la grande majorité des espèces de l'Europe tempérée; alors que sur ses côtes méditerranéennes, la flore marine, très différente et presque

Source MNHN Paris

subtropicale, fournit à l'étude un grand nombre d'espèces intéressantes, tandis que les conditions écologiques particulières de cette mer sont dignes d'attirer les phyto-océanographes (1) qui ont la possibilité de comparer sa végétation avec celle de l'océan voisin.

Malheureusement, de toutes les côtes de France ce sont celles de la Méditerranée dont la végétation marine est la moins connue, tant au point de vue écologique que floristique.

L'existence de marées de forte amplitude sur les côtes atlantiques et les facilités d'exploration qui en sont la conséquence, ainsi que la luxuriance de la végétation marine dans ces régions, semblent avoir beaucoup plus attiré les algologues français que les côtes méditerranéennes où les algues sont moins développées et de récolte plus difficile, mais dont l'étude est peut-être plus intéressante parce que beaucoup moins approfondie.

C'est un séjour à Antibes (Alpes-Maritimes), en octobre 1925, dans cette localité rendue célèbre parmi les algologues par les recherches qu'y firent THURET et BORNET, qui m'a révélé la végétation marine de la Méditerranée et m'a incité à en entreprendre l'étude.

De toutes les côtes françaises de la Méditerranée, la partie occidentale du golfe du Lion, et en particulier le littoral rocheux qui constitue la côte des Albères, était jusqu'ici la plus mal connue.

Mon premier séjour dans le Roussillon remonte au mois de septembre 1927. J'étais allé au Laboratoire Arago, à Banyuls (Pyrénées-Orientales), sur les conseils de C. SAUVAGEAU, qui m'avait signalé l'intérêt de cette région et m'avait engagé à en établir la florule des algues marines, travail susceptible de rendre service aux algologues fréquentant le Laboratoire Arago.

De nouveaux séjours confirmèrent ma première impression sur la richesse algale de cette côte, et les grandes facilités de recherches que m'offrait si libéralement le Laboratoire Arago m'engagèrent à étendre mes recherches au delà des limites d'un simple catalogue, et à entreprendre une étude écologique détaillée de la végétation marine de la côte des Albères.

Cette étude, qui constitue le présent travail, a été effectuée au cours de onze séjours au Laboratoire Arago (de 1927 à 1934). Ces séjours, de durée variable, ont eu lieu à toutes les époques de l'année, ce qui m'a permis de me rendre compte des variations, souvent considérables, que présente la végétation algale suivant les saisons (2).

---

(1) De même que l'océanographie physique est la science qui traite de la géographie physique de la mer, il me semble logique et commode d'adopter le terme de *phyto-océanographie* pour désigner celle qui traite de la phytogéographie des plantes marines.

(2) *Dates de mes séjours au Laboratoire Arago :* 1) du 4 au 29 septembre 1927 ;

Source : MNHN, Paris

Bien que consacré plus spécialement à l'étude de la côte des Albères, ce mémoire tient compte des observations que j'ai pu faire depuis 1925 dans d'autres régions de la Méditerranée, sur les côtes de France (Toulon, Saint-Aygulf, Antibes, Villefranche), en Algérie (Cherchell, Castiglione, environs d'Alger, Dellys), en Tunisie (île de la Galite, golfe de Tunis, îles Kerkennah, etc.), et dans le détroit de Gibraltar (Tanger, Algésiras, Malaga), ainsi que sur les côtes atlantiques d'Europe (côtes françaises de la Manche et du golfe de Gascogne, côtes du Portugal et du sud de l'Espagne), et aux Antilles françaises.

Ces recherches dans des régions variées m'ont permis, dans beaucoup de cas, d'étendre à l'ensemble de la Méditerranée occidentale des conclusions principalement fondées sur mes observations faites sur la côte des Albères. Une connaissance personnelle de la végétation marine des côtes de mers tempérées à fortes marées, comme celles de Bretagne, ainsi que de celles d'une région tropicale, m'a permis également d'utiles comparaisons.

*
**

L'étude phyto-océanographique d'une région peut être envisagée de trois manières différentes.

Elle peut être *écologique* et consister en une étude particulière du milieu, passant en revue les différents facteurs susceptibles d'influer sur la répartition et le mode de vie des algues, et recherchant l'influence des variations de chacun de ces facteurs sur la végétation marine.

Elle peut être *phytosociologique*, c'est-à-dire avoir pour objet la distinction des différents groupements végétaux marins (associations) dont l'ensemble constitue la végétation de la région étudiée, et la recherche des conditions écologiques que réclame chacun de ces groupements pour pouvoir atteindre son développement optimum.

Elle peut enfin être *chorologique*, considérant la composition floristique de la région étudiée et en se basant sur les données fournies par la distribution géographique des espèces et, lorsque cela est pos-

2) du 15 mai au 4 juin 1929; 3) du 27 janvier au 14 février 1931; 4) du 17 août au 6 septembre 1931; 5) du 14 janvier au 11 février 1932; 6) du 22 mars au 15 avril 1932; 7) du 20 juin au 12 juillet 1932; 8) du 22 août au 9 octobre 1932; 9) du 24 novembre au 9 décembre 1932; 10) du 15 juin au 28 juillet 1933; 11) du 14 juin au 12 juillet 1934.

Un douzième séjour (du 9 au 27 juillet 1937), effectué après la rédaction de ce travail, m'a permis de vérifier une fois de plus un certain nombre de mes précédentes observations.

Source MNHN Paris

sible, sur les données de la paléontologie et de la paléogéographie, chercher à établir l'origine des différentes espèces qui constituent cette flore.

Ces trois points de vue seront envisagés successivement dans ce travail qui comprend, par conséquent, trois parties. La première, consacrée au *milieu* marin, examinera le point de vue écologique. La seconde, traitant de la *végétation*, sera phytosociologique. Enfin, la troisième partie, traitant de la *flore*, envisagera celle-ci au point de vue chorologique.

Si le nombre et l'importance des mémoires de phytogéographie se sont accrus considérablement, surtout depuis une vingtaine d'années, il n'en est pas de même des études phyto-océanographiques, parmi lesquelles il n'existe que très peu d'ouvrages d'ensemble envisageant la question sous tous ses aspects. Aussi, ai-je été obligé de rappeler d'une manière précise un certain nombre de notions générales sur le milieu marin, sur lequel les renseignements étaient dispersés dans des ouvrages n'ayant pas été rédigés à l'usage des algologues et dont les données n'étaient pas toujours utilisables directement.

D'après ces renseignements, j'ai cherché à mettre en lumière l'importance relative des différents facteurs agissant sur la végétation marine, en apportant, chaque fois qu'il a été possible, mes observations personnelles à l'appui de mes conclusions.

Dans l'étude de la végétation, j'ai été également obligé de définir ou de préciser le sens d'un certain nombre de termes employés jusqu'ici assez arbitrairement par les phyto- et les zoo-océanographes.

Sans avoir la prétention d'avoir établi une terminologie définitive susceptible d'être adoptée universellement dans l'avenir, je crois que celle que je propose ici pourra être utilement employée et aura au moins l'avantage de rendre plus clairs et plus facilement comparables les travaux futurs de phyto-océanographie.

L'étude monographique d'une région limitée ne m'a pas permis de traiter, dans leur ensemble, toutes les questions ayant quelques rapports avec la phyto-océanographie.

Il n'était d'ailleurs pas question d'écrire un traité de cette science, mais seulement d'en définir les principes généraux et, à l'aide d'un exemple choisi, d'essayer de montrer ce qu'il y aurait lieu de faire dans d'autres régions.

Je compte, d'ailleurs, étendre ultérieurement à d'autres régions de la Méditerranée mes recherches commencées sur la côte des Albères, en utilisant celles-ci comme base et comme point de comparaison.

Source : MNHN, Paris

***

Il me reste, pour clore cette introduction, un agréable devoir à accomplir : c'est de remercier tous ceux, maîtres, confrères et amis, qui, d'une manière ou d'une autre, m'ont aidé et encouragé dans l'élaboration de ce travail.

Je veux tout d'abord saluer la mémoire du Professeur C. SAUVAGEAU. C'est sur ses conseils que j'ai entrepris mes recherches algologiques; pendant près de dix ans il n'a cessé de me témoigner la plus grande bienveillance et de me prodiguer ses encouragements. Je lui en garde un souvenir profondément reconnaissant.

L'accueil si chaleureux que m'a fait à Banyuls M. le Professeur O. DUBOSCQ, directeur du Laboratoire Arago, a contribué, pour une grande part, à fixer mon choix sur la côte des Albères pour l'étude que je désirais entreprendre. M. le Professeur DUBOSCQ m'a accordé, au Laboratoire Arago, toutes les facilités de travail qui m'ont permis de mener mes recherches à bonne fin; je l'en remercie ici respectueusement.

Mes remerciements vont également à Mlle O. TUZET, chef de travaux au Laboratoire Arago, et à M. R. DENIS, depuis maître de conférences à la Faculté des Sciences de Dijon. Je m'en voudrais de ne pas remercier aussi M. BECQUE, chef mécanicien, pour son empressement à faciliter mes recherches, ainsi que les marins du Laboratoire Arago, MM. J. POURRECH, F. SUREDA, J. SUNYER, FERRER et M. GALANGAU, dont j'ai pu apprécier le dévouement et qui, par leur connaissance précise de la côte et des fonds, m'ont rendu de grands services au cours de mes dragages.

L'étude de mes récoltes a été faite, en grande partie, au Laboratoire de Cryptogamie du Muséum national d'Histoire Naturelle, où le regretté Professeur L. MANGIN avait bien voulu m'admettre comme boursier de doctorat. Son successeur, M. le Professeur P. ALLORGE, m'a toujours témoigné beaucoup de sympathie, et je n'ai jamais fait appel en vain à sa vaste érudition phytogéographique. Il s'est acquis un titre de plus à ma reconnaissance en m'invitant à prendre part à la mission cryptogamique qu'il a dirigée aux Antilles françaises en 1936, ce qui m'a permis de me faire une idée précise et personnelle de la végétation tropicale. Je le remercie également très vivement d'avoir bien voulu accepter de publier ce travail, malgré son ampleur, dans la *Revue Algologique*.

Outre de riches collections et une bibliothèque algologique bien

Source : MNHN, Paris

fournie, j'ai eu l'avantage de rencontrer, au Laboratoire de Cryptogamie, deux algologues dont l'amitié m'a été précieuse :

M. G. HAMEL, qui, il y a plus de dix ans, m'a initié à l'algologie marine et ne m'a jamais ménagé ses conseils. J'ai eu souvent recours à ses connaissances algologiques étendues;

M. Rob. LAMI, mon compagnon de voyage aux Antilles, m'a fait profiter de son inlassable obligeance, nos entretiens sur la biologie des plantes marines ont toujours été instructifs, et j'ai mis à contribution ses connaissances techniques pour la mise au point et la préparation typographique de ce mémoire.

En m'appelant comme assistant à la Faculté des Sciences d'Alger, en 1933, M. le Professeur R. MAIRE, correspondant de l'Institut, m'a permis d'étendre mes recherches algologiques à la rive africaine de la Méditerranée et de poursuivre dans l'atmosphère d'activité qui règne dans son laboratoire, l'étude de mes récoltes de Banyuls. En lui dédiant ce mémoire, je tiens à le remercier de l'intérêt qu'il a toujours pris à mes recherches.

Je tiens à remercier également :

M. le Professeur A. GUILLIERMOND, membre de l'Institut, de la bienveillance qu'il m'a toujours témoignée et de l'honneur qu'il me fait en acceptant de présider la soutenance de cette thèse, ainsi que M. le Professeur R. COMBES et M. le Professeur G. MANGENOT, dont les encouragements m'ont été précieux;

Le Conseil d'administration de la Caisse des Recherches Scientifiques, qui, par une subvention, a contribué aux frais d'illustration de ce mémoire;

Mme P. LEMOINE, qui a bien voulu étudier et déterminer une partie des Mélobésiées que j'avais récoltées à Banyuls, ce dont je lui exprime ici toute ma respectueuse gratitude;

M. l'Abbé P. FRÉMY, qui m'a déterminé avec tant d'obligeance la presque totalité des Cyanophycées marines que j'ai récoltées et qui, en outre, a bien voulu se charger de décrire les espèces nouvelles contenues dans mes récoltes;

Mon collègue et ami, M. Ad. DAVY DE VIRVILLE, qui m'a fait l'amitié de m'accompagner à plusieurs reprises à Banyuls; c'est avec sa collaboration qu'a été faite l'étude écologique des cuvettes littorales et supralittorales de la région. Je lui dois des remerciements tout particuliers pour avoir bien voulu exécuter la plus grande partie des photographies qui illustrent ce mémoire et dont beaucoup présentaient de grandes difficultés techniques. Grâce à lui, le lecteur pourra se

Source MNHN Paris

rendre compte de l'aspect et de la beauté de la végétation algale de la Méditerranée, qui jusqu'ici n'avait jamais été illustrée avec autant d'habileté;

M. le Professeur P. DANGEARD, qui m'a communiqué un certain nombre d'algues intéressantes récoltées par lui à Banyuls;

M. le Professeur L. EMBERGER, qui a bien voulu me communiquer un certain nombre de listes manuscrites d'algues marines récoltées autrefois à Banyuls par son beau-père, Ch. FLAHAULT;

M. M. CHAOEFAUD, à qui je dois divers renseignements d'ordre cytologique;

Mon collègue et ami, R. MESLIN, qui m'a communiqué un certain nombre d'échantillons types d'algues marines de l'herbier Lamouroux, conservé à l'Institut Botanique de Caen.

Mes remerciements vont également aux directeurs des Laboratoires maritimes où j'ai pu poursuivre mes recherches algologiques : M. le Professeur H. CARDOT, directeur de la Station de Biologie marine de Tamaris (Var); M. TRÉGOUBOFF, sous-directeur du Laboratoire Zoologique de Villefranche (Alpes-Maritimes); M. H. HELDT, directeur de la Station Océanographique de Salammbô à Carthage (Tunisie); M. le Professeur L.-G. SEURAT, directeur, et M. le Dr R. DIEUZEIDE, chef de Station Expérimentale d'Aquiculture et de Pêche de Castiglione (Algérie); M. le Professeur A. GRUVEL, directeur du Laboratoire Maritime du Muséum à Saint-Servan (depuis transféré à Dinard); M. le Professeur C. PÉREZ, directeur de la Station Biologique de Roscoff, et M. le Professeur A. LABBÉ, directeur du Laboratoire de Biologie marine du Croisic.

Je veux remercier, enfin, tous les algologues, français et étrangers, qui, par l'envoi de leurs travaux ou par la communication d'échantillons, m'ont aidé dans mes recherches.

Parmi eux je remercie tout particulièrement : Mme Dr A. WEBER-VAN BOSSE (Eerbeek), M. le Dr F. BØRGESEN (Copenhague), et M. le Professeur W.-A. SETCHELL (Berkeley). Et en outre : Mlles M. CELAN (Jassy), J.-T. KOSTER (Leiden), G. MAZOYER (Alger), WESTBROOK (London); ainsi que MM. le Prof. E. CHEMIN (Paris), Dr E. FISCHER-PIETTE (Paris), † Dr A. FORTI (Verona), † Dr M.-A. HOWE (New-York), Dr D. HYLMÖ (Varberg), Prof. C. KILLIAN (Alger), Prof. H. KYLIN (Lund), Prof. R.-M. LAING (Christchurch), Dr M. LEFÈVRE (Paris), Dr F. MIRANDA (Gijon), Prof. POLITIS (Athènes), Prof. H. PRINTZ (Oslo), Prof. L. KOLDERUP-ROSENVINGE (Copenhague), Prof. V. SCHIFFNER

Source : MNHN, Paris

(Wien), Dr B. SCHREIBER (Helgoland), Prof. N. SVEDELIUS (Upsala), Prof. R.-M. TAYLOR (Ann Arbor), Prof. Y. YAMADA (Sapporo), etc...

⁂

Dans tout le cours de cet ouvrage, j'ai cru inutile de faire suivre chaque fois le nom des algues de la côte des Albères de leurs noms d'auteurs. Ceux-ci sont indiqués dans la liste systématique des espèces, au chapitre XV.

Source MNHN Paris

PREMIÈRE PARTIE : LE MILIEU

CHAPITRE I

TOPOGRAPHIE LITTORALE, GEOLOGIE, BATHYMETRIE, BATHYLITHOLOGIE

Délimitation de la région étudiée

La région étudiée s'étend le long de la côte occidentale du golfe du Lion, depuis les environs de Collioure jusqu'à la frontière franco-espagnole, au cap Cerbère. Elle est limitée au nord d'une manière très naturelle par la côte basse et sableuse qui, débutant à quelques kilomètres au nord de Collioure, au mouillage d'Argelès, s'étend jusqu'au delà du Rhône, interrompue seulement par endroits par les saillies rocheuses des caps Leucate, d'Agde et de Sète. Cette région, très différente de la côte rocheuse des Albères, par ses rivages bas et sablonneux, semés d'étangs littoraux, possède également une végétation marine très différente et d'ailleurs très pauvre, mais dont l'étude m'aurait entraîné trop loin.

La limite sud de la région envisagée dans ce travail, constituée par la frontière franco-espagnole, n'est pas naturelle puisque la côte rocheuse des Albères se continue avec les mêmes caractères géographiques sur le littoral espagnol jusqu'au delà du cap de Creus. Des difficultés matérielles m'ont fait reculer devant cette extension de mon champ d'études. Il semble d'ailleurs que, de Port-Bou à l'extrémité du cap de Creus, la végétation marine soit très analogue à celle que l'on observe sur la côte française, les conditions du milieu étant sensiblement les mêmes. Au delà du cap de Creus, par contre, les conditions sont différentes et la région du golfe de Rosas, orientée vers le sud et abritée des vents du nord par le massif du cap de Creus et la Sierra de Rosas, mériterait d'être étudiée par comparaison avec la côte catalane française.

Source MNHN Paris

Toute cette côte rocheuse d'Argelès à Rosas est constituée par les derniers contreforts des Albères qui, en plongeant dans la mer, donnent naissance à une côte très irrégulière formée de falaises abruptes atteignant parfois, comme au cap Rédéris, une trentaine de mètres de haut et coupée de petites anses souvent resserrées à l'entrée comme celle de Port-Bou, très caractéristique à cet égard, et dont le fond est généralement occupé par une plage de sable.

La partie française de cette côte est formée par le prolongement direct de la chaîne des Albères qui, se bifurquant à moins de 10 kilomètres de la côte, au Puig Saillfort, donne naissance vers l'est au chaînon dont le point culminant est occupé par la tour Madeloc et qui se termine par le cap Béar.

L'autre chaînon, de direction S.-E., formé par la chaîne de San Pedro de Roda, constitue, au delà du golfe de la Selva, le cap de Creus.

Description de la cote

Entre Argelès et Collioure, peu après l'embouchure de la Massane, la côte, basse et sablonneuse jusque là, s'élève progressivement et devient rocheuse. L'orientation du rivage change également : de N.-S. qu'il était, il s'infléchit rapidement et devient sensiblement orienté W.-N.-W.-E.-S.-E., orientation qu'il conserve jusqu'à l'extrémité du cap Béar.

Le premier accident topographique important est constitué par la petite baie de Collioure; peu avant d'y arriver, au pied du Fort-Carré, s'étend un vaste plateau rocheux horizontal dépassant peu le niveau de la mer et où se trouvent creusées de vastes cuvettes, souvent très étendues, qui demeurent isolées de la mer pendant la belle saison. La concentration de l'eau et l'élévation de sa température, résultant de cet isolement, favorisent le développement de certaines espèces, l'*Acetabularia mediterranea*, en particulier, y est extrêmement abondant et y atteint une taille bien supérieure à celle qu'il présente dans les autres localités de la côte catalane (Pl. XIX, photo 38). C'est également dans une de ces cuvettes que j'ai découvert le rare *Siphonocladus pusillus*, espèce d'affinité tropicale qui trouve là des conditions favorables à son développement.

A l'entrée de l'anse de Collioure, à la presqu'île Saint-Vincent et sous les murs de la ville, la côte très accore présente un bon type de station battue, et j'y ai observé quelques espèces qui paraissent faire défaut sur le reste de la côte. Dans les creux des rochers se trouvent

Source : MNHN Paris

de nombreuses cuvettes littorales et supralittorales, dont la flore est également très riche.

Au delà de Collioure, la côte présente une succession de petites anses dont la plus importante, l'anse de la Mauresque, est comprise entre le cap Gros et la pointe de la Redoute, qui limite à l'ouest l'entrée du port de Port-Vendres. Dans l'avant-port de Port-Vendres, entre la pointe de la presqu'île, où s'élève la tour de l'Horloge et le môle, qui ferme à l'est l'entrée du port, se trouve une succession de petites anses à fond de sable ou de galets recouverts de Lithothamniées, dont la flore est assez riche.

Du môle à l'extrémité du cap Béar, la côte, presque rectiligne, est constituée par une falaise souvent très élevée, coupée d'éboulis où débouchent de petits thalwegs habituellement sans eau et dont le plus important est le Rech Tounill. A son extrémité, le cap Béar se termine par une falaise droite, haute d'une dizaine de mètres et prolongée par quelques rochers isolés peu élevés et plongeant à pic à une certaine profondeur.

Le flanc S.-E. du cap Béar est rocheux et fortement découpé. Au-dessous du phare existe une petite grotte où la mer pénètre, et qui possède une flore sciaphile intéressante.

Au delà du cap Béar, la côte décrit une grande courbe limitée au sud par le cap Oullestreil, et qui constitue l'anse de Paulilles, dont le fond est occupé par une plage de sable coupée par deux pointes rocheuses.

La côte, toujours rocheuse, se dirige ensuite vers le sud jusqu'au cap Castell, à l'extrémité duquel s'élève un rocher isolé en forme de tour nommé Castell de Bello. Après le cap Castell, la côte décrit une nouvelle courbe limitée à un demi-mille plus au sud par le cap Doune, et qui constitue deux petites anses : celle du Sanatorium et celle des Elmes, que sépare, entre deux plages de sable, une pointe rocheuse à l'extrémité de laquelle débouche l'égout du Sanatorium.

Au delà du cap Doune (1) s'ouvre la baie de Banyuls, qu'il limite au nord et qui s'étend au sud jusqu'à la jetée de l'île Grosse. La côte est rocheuse le long du cap Doune, dont la flore est assez riche mais malheureusement souillée par les détritus de toute nature que l'on jette à la mer, ce qui rend l'exploration de cette région peu agréable.

Au delà, le rivage est constitué par une plage de galets puis de sable, sur laquelle les bateaux de pêche sont tirés au sec. Au fond de la baie débouche un torrent, la Baillory, qui ne coule que par inter-

(1) On écrit également : Dosne, Dosné ou D'Hona.

Source MNHN Paris

mittence et seulement pendant l'hiver. Néanmoins, à son embouchure, et séparée de la mer par une levée de galets, persiste en tous temps une mare assez étendue et dont l'eau, malgré la proximité de la mer, est certainement peu saumâtre, car les femmes du pays viennent y laver leur linge (1).

Au milieu de la baie se trouve un petit rocher isolé en forme de table, s'élevant à 3 mètres au-dessus du niveau : l'île Petite.

Après la plage du Fontaulé, à l'est de la baie, la côte redevient rocheuse à la pointe où est bâti le Laboratoire Arago, et qui se termine par un groupe de rochers très découpés connus, dans le pays, sous le nom de l'île Grosse ou rochers de Fontaulé, et réunis à la terre par une jetée. A l'intérieur de la baie, le long de cette jetée se trouve le vivier du Laboratoire, communiquant continuellement avec la mer et en partie comblé par des éboulis. Derrière le Laboratoire se trouve une petite anse (anse de la Ginestère) au voisinage de laquelle se trouve une petite grotte marine. Au delà, la côte relativement élevée se continue selon une direction E.-W. jusqu'à l'anse du Troc, anse profonde et étroite dont le fond est occupé par une plage de sable. Vers l'entrée de l'anse du Troc, à gauche, débouche depuis quelques années un égout dont la présence a fait disparaître un certain nombre d'algues intéressantes. Au point où débouche l'égout se trouvait, en particulier, la seule localité méditerranéenne connue du rare *Gelidium melanoideum*, qui a disparu depuis l'établissement de l'égout. Cette algue se retrouvera sans doute ailleurs aux environs de Banyuls, mais sa localisation sous les surplombs rend sa découverte aléatoire. La partie est de l'anse du Troc constitue le cap du Troc, dont l'extrémité, très découpée et prolongée par de nombreux rochers et îlots, constitue une riche localité algologique, dont l'exploration est rendue aisée par sa proximité du Laboratoire Arago. Sur le flanc ouest de ce cap s'ouvre une belle grotte marine assez profonde où vivent de nombreuses Floridées (Pl. II, photo 4).

Au delà du cap du Troc, la côte rocheuse se prolonge, toujours dans la direction E.-W., par une succession de pointes et d'anses jusqu'au cap l'Abeille.

Avant d'arriver à ce cap, au fond d'une anse débouche un thalweg assez important, généralement à sec, mais au voisinage duquel se trouve une petite source : le Rech de Milan.

Après le cap l'Abeille, qui possède à son extrémité une ceinture

(1) La flore algale macroscopique de cette mare, à eau très polluée, est constituée presque exclusivement de filaments d'*Oedogonium*. En juin 1932, après un hiver et un printemps très pluvieux, le lit de la Baillory en amont de cette mare était encore humide, ce qui est exceptionnel à cette époque, et était recouvert d'un feutrage continu et très étendu de couleur rouge brique, constitué de filaments fertiles de *Sphaeroplea annulina*.

Source : MNHN, Paris

de petits îlots, l'orientation de la côte change pour devenir N.-N.-W.-S.-S.-E., orientation qu'elle conservera jusqu'au cap Cerbère. Dans toute cette région, la côte accore et montueuse est formée de falaises atteignant une trentaine de mètres au cap Rédéris. Elle présente une succession de caps : cap Rédéris, cap Peyrefite, cap Canadell, cap Cerbère, qui limitent entre eux de petites anses dont le fond est occupé par des plages de sable : anse Peyrefite, anse de Terrimbou, anse Cerbère.

Un peu avant Cerbère, la falaise est creusée d'une grotte marine profonde et très obscure (Pl. II, photo 3), au fond de laquelle la végétation est réduite presque exclusivement au *Lithothamnium Lenormandi* et à l'*Hildenbrandia prototypus*, qui, grâce à l'humidité due à des suintements, remontent sur les parois et le plafond de la grotte jusqu'à 1 m. 50 au-dessus du niveau. Au cap Cerbère existe également une autre grotte marine que je n'ai pas visitée.

Géologie

La côte des Albères est formée de roches primaires constituées, de Collioure au cap Peyrefite, par des schistes sériciteux, plus ou moins métamorphisés et plissés, gris ou noirâtres, lardés par place de filonets de pegmatite.

Ces schistes, très résistants à l'abrasion marine, présentent une surface très inégale et très tourmentée. Par suite de l'inégale résistance des feuillets des schistes, certains de ces feuillets font saillie et leur tranche aiguë et coupante contribue à rendre encore plus inégale la surface des rochers.

Au delà du cap Peyrefite jusqu'à l'anse de Port-Bou, la côte est constituée par des schistes complètement noirs, sur lesquels se détachent souvent en blanc de minces filonets de quartz. Contrairement à ce qui se passe pour les schistes de Banyuls, la surface des schistes de Cerbère est généralement très lisse et polie par l'abrasion, ce qui les rend moins favorables à la fixation des algues.

L'âge de ces schistes métamorphisés et dépourvus de fossiles est assez difficile à préciser, et les auteurs de la carte géologique, Dépéret et Mengel, ne sont pas d'accord à ce sujet.

Pour Dépéret, les schistes sériciteux de Banyuls appartiendraient au Cambrien, alors que pour Mengel il s'agirait de schistes de Llandeilo métamorphisés et appartenant par conséquent à l'Ordovicien.

De même, Dépéret compare les schistes noirs de Cerbère aux

Source MNHN Paris

schistes à nodules calcaires de l'horizon du Trémadoc de la Montagne noire; ils seraient donc ordoviciens, alors que MENGEL les rapporte au Gothlandien.

Comme on le voit, la côte est entièrement formée de roches schisteuses. Dans les schistes cambriens s'intercalent parfois, aux environs de Collioure et de Port-Vendres, des îlots de calcaire, mais aucun de ces affleurements ne se rencontre, à ma connaissance, le long de la côte.

BATHYMÉTRIE

Un coup d'œil jeté sur les cartes du Service hydrographique de la marine et sur les cartes publiées par PRUVOT (1894, 1895) montre que les fonds, prolongeant sous la mer la chaîne des Albères, atteignent rapidement une profondeur assez grande. Les fonds de moins de 10 mètres sont exceptionnels et ne se rencontrent que dans le fond des anses (avant-port de Port-Vendres, anse de Paulilles, baie de Banyuls, etc.). Partout ailleurs, les fonds atteignent très rapidement 15 à 20 mètres, particulièrement à l'extrémité des caps, où il n'est pas rare d'observer, à ranger la côte, des fonds de 25 à 30 mètres.

L'isobathe de 30 mètres, très éloigné de la côte, le long du rivage sableux d'Argelès, s'en rapproche ensuite rapidement et la longe de très près à partir du cap Gros. Au delà de 30 mètres, la pente du fond devient moins rapide.

BATHYLITHOLOGIE

Grâce aux travaux de PRUVOT (1894-1897) et de THOULET (1912), nous connaissons assez bien la nature des fonds et leur répartition dans la région de Banyuls.

Si l'on examine la carte hors-texte jointe à ce travail, reproduction simplifiée d'une partie de la carte de THOULET, on voit que ce sont les fonds meubles, sable et vase, qui dominent. Les fonds rocheux, qui portent une flore algale abondante et variée, sont assez peu étendus; ils prolongent généralement sous la mer l'extrémité des caps. Ces fonds rocheux sont d'ailleurs inégalement développés selon les caps : très restreints au cap Béar, par exemple, ils sont, par contre, beaucoup plus développés au cap du Troc et au cap l'Abeille. Les caps Peyrefite, Rédéris, Canadell et Cerbère présentent également, à leur extrémité, de tels fonds rocheux.

La profondeur atteinte par ces fonds de roche est assez faible, elle ne dépasse généralement pas 35 à 40 mètres.

Source MNHN Paris

Entre ces fonds rocheux, le fond de la mer est occupé jusqu'à une profondeur d'une trentaine de mètres par du sable plus ou moins grossier, parfois mêlé de coquilles brisées et de galets.

A partir de 30 mètres de profondeur, les fonds sont constitués de sables plus ou moins vaseux, et finalement de vase pure. A cette vase, désignée par PRUVOT sous le nom de vase côtière, succèdent graduellement, vers 90 mètres de profondeur, des fonds de sable plus ou moins vaseux, qui constituent les sables du large de PRUVOT; à ceux-ci fait suite, à une plus grande profondeur, la vase qui occupe tous les grands fonds.

La vase côtière ainsi que les sables du large m'ont toujours paru dépourvus de végétation. La flore des sables côtiers elle-même est assez sporadique et localisée sur les fonds où dominent les graviers ou les coquilles brisées; c'est donc presque exclusivement sur les fonds de roche que l'on rencontre une riche flore algale.

Aux fonds rocheux déjà cités et qui prolongent directement les rochers de la côte, il faut ajouter un certain nombre de fonds de roches isolés au milieu du sable et de la vase. Je n'ai pas exploré les roches Tavac, situées par 20 mètres de fond devant Argelès, ni les roches Fayté et Traversière, gisant par 25 à 26 mètres au nord de Collioure.

Au nord du cap Béar, les cartes indiquent quelques fonds rocheux isolés, ce sont : la roche Cardinalane (27 m.), la roche Trapédou (40 m.) et la roche La Motte (46 m.). La flore de la roche Cardinalane est très pauvre, et deux dragages exécutés à la roche La Motte ne m'ont fourni aucune algue.

A 7 à 8 milles au W.-N.-W. du cap Béar, au milieu des sables du large, par 90 mètres de fond environ, se trouve un plateau rocheux assez étendu désigné sous le nom de La Ruine; deux dragages effectués en ce point ne m'ont procuré aucune algue, bien que la drague ait bien travaillé sur le fond, ainsi que le prouvaient plusieurs Gorgones vivantes adhérentes à des fragments de roche ramenées par elle.

Il faut de plus remarquer que les cartes marines, remarquablement exactes et précises pour le tracé de la côte et pour la bathymétrie des petits fonds, dont la connaissance est importante pour la navigation, sont moins précises pour les plus grandes profondeurs, et je n'y ai pas trouvé signalés certains fonds rocheux de peu d'étendue, isolés au milieu des fonds de sable et dont l'existence m'a été indiquée par les marins du Laboratoire Arago. Parmi ces fonds de roches isolés, j'en citerai deux qui m'ont fourni des algues : la Lioze du large, située par une quarantaine de mètres de fond devant le cap Rédéris et les rochers Coureilla, également situés à une quarantaine de mètres de profondeur, devant le cap l'Abeille.

Source : MNHN, Paris

Enfin, il y a lieu de mentionner ici un type de fond très important au point de vue bionomique et non figuré sur la carte de THOULET. Ce sont les fonds que MARION et PRUVOT ont désignés sous le nom de « fonds coralligènes ».

Ces fonds coralligènes sont situés au pourtour des fonds rocheux, à la limite de ceux-ci et du sable ou de la vase côtière, ils constituent ainsi la transition entre ces deux types de fonds.

Ils sont formés par des débris de roche cimentés entre eux par des algues calcaires (Lithothamniées et, en particulier, *Pseudolithophyllum expansum* et *Lithophyllum* (?) *Hauckii*) associées à des Eponges, des Coraux, des Bryozoaires, des Tubes d'Annélides, des Tuniciers, etc., formant des blocs anfractueux très irréguliers renfermant une flore et une faune riches et variées.

Ces fonds coralligènes, qui peuvent remonter assez près de la surface, descendent également plus bas que les fonds rocheux qu'ils prolongent. Au cap l'Abeille, où ils sont bien développés, on les rencontre surtout entre 35 et 40 mètres de profondeur.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LE SUBSTRATUM

Indifférence des algues marines a l'égard de la nature chimique du substratum

La nature chimique du substratum, si importante pour les végétaux terrestres dont elle conditionne, pour une large part, la répartition, est loin de présenter pour les végétaux marins la même importance.

Tous les phyto-océanographes (Piccone, Berthold, De Beauchamp, Ollivier, etc..., pour ne citer que des auteurs récents) ont, en effet, noté l'indifférence des algues à l'égard de la nature chimique du substratum; qu'il s'agisse de roches calcaires ou éruptives de compositions variées, les algues poussent indistinctement sur les unes ou sur les autres, à condition toutefois que la structure physique de ce substratum soit favorable à leur fixation. En un mot, il n'existe pas parmi les algues marines d'espèces calcicoles et calcifuges, comme on en distingue chez les végétaux terrestres.

Il existe, en effet, au point de vue biologique, une différence fondamentale entre les végétaux marins et les végétaux terrestres. Ces derniers empruntent au sol dans lequel ils enfoncent leurs racines les sels minéraux nutritifs dont ils ont besoin, et la nature des sels qu'ils y rencontrent favorise ou s'oppose, selon leurs exigences biologiques spécifiques, à leur développement.

Pour les plantes marines, le problème est tout différent. Celles-ci ne demandent au substratum qu'une surface de fixation qui leur permette de résister à l'arrachement sous le choc des vagues ou à l'entraînement par les courants. Au point de vue chimique, elles n'empruntent rien au substratum; tous les sels nutritifs nécessaires à leur développement régulier se rencontrent en quantité presque illimitée dans l'eau de mer qui les baigne et d'où elles peuvent les extraire par toute la surface de leur fronde.

La composition chimique de l'eau de mer paraît d'ailleurs relativement constante dans les différents points du globe, tout au moins en ce qui concerne le rapport des différents sels dissous entre eux.

Source MNHN Paris

Bien que cette question ne paraisse pas avoir, à ma connaissance du moins, attiré l'attention des océanographes, il ne semble pas exister de différence sensible dans la composition de l'eau de mer littorale selon la nature chimique des roches avec lesquelles elle est en contact.

Le fait, en particulier, que les Lithothamniées à thalle fortement incrusté de calcaire sont abondantes et bien développées sur les côtes bretonnes, où les rochers calcaires font défaut, alors qu'elles sont beaucoup plus rares et moins développées sur les côtes crayeuses du nord de la France, montre bien que, sur les côtes dépourvues de rochers calcaires, elles trouvent dans l'eau de mer des sels de calcium assez abondants pour leur permettre un grand développement, alors que, sur les côtes constituées de calcaires tendres, la faible résistance du substratum à l'abrasion ne leur permet pas de s'établir. Ce simple exemple souligne à la fois l'indifférence des algues à la nature chimique de leur substratum et l'importance, pour leur répartition, de sa structure physique et de sa résistance à l'abrasion.

Cette indifférence envers la composition chimique du substratum ne s'exerce d'ailleurs pas exclusivement vis-à-vis des sels de calcium. Bien que FUNK (1927, p. 233) signale l'action néfaste que pourrait exercer sur les algues marines la présence de sels de métaux lourds, toxiques pour les végétaux, il faut remarquer, avec OLLIVIER (1929, p. 72), que la flore des bouées et des chaînes métalliques ne paraît pas confirmer cette action.

Il suffit d'ailleurs de se rappeler la rapidité du développement et l'abondance des algues sur les parties immergées de la coque des bateaux demeurant fréquemment au mouillage, malgré les couches de peintures spéciales destinées à s'opposer à leur développement, pour se rendre compte de la parfaite indifférence de la plupart des algues vis-à-vis de la nature chimique de ce substratum (1).

⁂

A cette indifférence presque générale vis-à-vis de la nature chimique du substratum, il y a néanmoins quelques exceptions. Elles nous sont fournies en particulier par les algues perforantes (Tranophytes de SETCHELL). Ce sont des algues généralement de petite taille,

(1) Voici, à titre d'exemple, la liste des algues que j'ai observées le 20 juin 1933 sur la coque du bateau du Laboratoire Arago, le *Saint-Vincent*, qui est repeint tous les ans. Toutes les parties immergées de la coque sont recouvertes d'*Enteromorpha compressa*. A l'arrière, au voisinage de l'hélice, j'ai observé : *Ectocarpus granulosus*, *Cutleria multifida*, *Erythrotrichia carnea*, *Gelidium crinale* (avec cystocarpes), *Dasya ocellata*, *Polysiphonia sp.* (sect. *Oligosiphonia*).

Source : MNHN, Paris

Chlorophycées et Cyanophycées pour la plupart, qui vivent exclusivement dans les substances calcaires (rochers, tests des mollusques et des cirrhipèdes, carapaces des crustacés, squelette calcaire des polypiers et des bryozoaires, algues calcaires), à l'intérieur desquelles elles creusent des galeries en dissolvant le calcaire. Il est bien évident que, pour ces algues, un substratum calcaire est absolument nécessaire. A part ce besoin de calcaire, ces algues ne paraissent avoir guère d'autres exigences écologiques particulières; la structure physique du substratum ne paraît jouer qu'un rôle peu important, car elles se développent aussi bien dans le calcaire amorphe des roches sédimentaires que dans le calcaire organisé et cristallisé d'origine végétale ou animale.

Les phanérogames marines, surtout celles vivant dans le sable vaseux comme les Zostères et les Cymodocées, ainsi que le *Caulerpa prolifera*, qui leur ressemble par sa biologie, font peut-être également exception et se comportent, dans une certaine mesure, envers le substratum comme les plantes supérieures terrestres. Elles paraissent, en effet, avoir besoin d'un substratum meuble assez riche en matières organiques. Ce fait est particulièrement net pour le *Caulerpa prolifera*.

Importance de la structure physique du substratum

Si la composition chimique du substratum a peu d'influence sur la végétation marine, il n'en est pas de même de sa structure physique. Sa dureté, l'état de sa surface, lisse ou anfractueuse, son état de division allant de la roche compacte à la vase fine, jouent un rôle considérable dans la répartition des algues. La distinction, établie par Pruvot, des trois grands faciès rocheux, sableux et vaseux, souligne bien l'importance de l'état de division du substratum dans la répartition des êtres marins.

La dureté de la roche et sa plus ou moins grande résistance à l'abrasion sont à considérer tout d'abord. Les rochers tendres se désagrégeant facilement sous l'action de l'eau, comme la craie, par exemple, sont défavorables au développement de beaucoup d'algues, dont la fixation est rendue difficile; de plus, les fines particules demeurant en suspension et diminuant la transparence de l'eau ou se déposant à la surface des algues augmentent le caractère défavorable de ce type de substratum. Les rochers durs et homogènes donnant naissance à de grandes surfaces lisses et polies par l'abrasion sont également moins favorables que les roches à structure hétérogène, dont la surface plus inégale se prête mieux à la fixation des algues.

La nature des rochers influe également sur les formes qu'elles prennent sous l'action de l'érosion et de l'abrasion, et ces formes de

Source MNHN Paris

relief conditionnent souvent la répartition des algues. La désagrégation en boule des granits, par exemple, donnera naissance à des amas de blocs pouvant constituer par leur accumulation de petites grottes incomplètement fermées où prospérera une flore sciaphile. Sur une côte schisteuse, au contraire, on observera surtout la formation de nombreuses flaques peu profondes, bien exposées à la lumière et ayant une flore toute différente. De même, le pendage des couches et l'existence de failles influeront sur la végétation d'une côte en favorisant la formation de grottes marines ou d'îlots séparés par des chenaux étroits.

Je reviendrai plus loin sur cette relation intime existant entre le relief de la côte et la végétation marine.

L'état de division du substratum est également très important. Un substratum constitué par des galets est peu favorable dans les stations battues, lorsque les blocs rocheux peuvent être déplacés par l'agitation des vagues. De telles grèves de galets sont le plus souvent stériles, tout au plus peut-on y observer quelques *Enteromorpha* se développant à la surface des galets pendant les périodes de calme, pour disparaître au moment des tempêtes. Dans les stations abritées, la flore des fonds de galets ne diffère pas sensiblement de celle des fonds de roche vive placés dans les mêmes conditions.

Les fonds meubles, depuis les graviers grossiers jusqu'aux vases très fines, sont, en général, peu favorables au développement d'une riche flore algologique; tout au moins sur les côtes de France et dans les régions septentrionales en général, car dans certaines régions tropicales, aux Antilles en particulier, j'ai pu constater, après BØRGESEN (1911), que le fond sableux des lagons tranquilles est recouvert d'une riche flore algale constituée surtout par des Chlorophycées (*Caulerpa*, *Penicillus*, *Udotea*, *Halimeda*). Dans la région de Banyuls, les fonds meubles, d'ailleurs peu fréquents, sont surtout peuplés par des phanérogames marines.

Posidonia oceanica est localisé sur les fonds de sable grossier et plus ou moins graveleux; dans la région de Banyuls, il ne vit qu'au voisinage de la surface et ne paraît guère dépasser une dizaine de mètres de profondeur, alors que dans d'autres régions il peut descendre jusqu'à 50 mètres. Les fonds graveleux profonds sont occupés entre 20 et 35 mètres par une végétation algale relativement pauvre et très discontinue. Ces fonds, constitués de petits graviers de taille variable et de coquilles brisées, sont à comparer aux fonds de Maerl de la Manche, dont la végétation est analogue.

Les fonds de sable pur sont très pauvres; quelques algues seulement se développent dans les cuvettes à fond de sable, la mobilité de ce substratum s'opposant à l'établissement de toute végétation dans les stations battues.

Source : MNHN, Paris

Beaucoup d'espèces vivant dans le sable (*Gelidium crinale*, *Rhodochorton floridulum* par exemple) agglomèrent souvent le sable entre leurs filaments, ce qui contribue à lui donner plus de résistance et à fixer plus solidement les algues qui vivent sur ce substratum. En profondeur, les fonds de sable fin et pur m'ont toujours paru dépourvus de végétation aux environs de Banyuls.

Le sable plus ou moins vaseux constitue le domaine de choix du *Zostera marina* et du *Cymodocea nodosa*. Le *Zostera nana* paraît préférer les fonds de sable renfermant une plus grande proportion de vase. C'est également sur les fonds de sable vaseux ou de vase sableuse que vit, dans d'autres régions de la Méditerranée, le *Caulerpa prolifera*.

Ainsi que je l'ai indiqué, la vase littorale n'existe guère aux environs de Banyuls. On ne peut citer comme appartenant à ce type de substratum que les rochers couverts d'une couche de vase plus ou moins épaisse.

Celle-ci, grâce à l'eau qu'elle conserve par capillarité lorsqu'elle est émergée, est favorable à l'établissement des Cyanophycées, qui forment à sa surface un revêtement qui contribue à la maintenir. Dans d'autres régions de la Méditerranée, où les fonds de sable vaseux et de vase sont bien développés, dans la petite Syrte (golfe de Gabès) par exemple, ces fonds sont caractérisés par une association de Cyanophycées, dont le *Microcoleus chtonoplastes* est le constituant principal; par le feutrage de ses filaments, il constitue une croûte solide et continue à la surface de la vase. Le même phénomène s'observe dans les marais salants, où le *Microcoleus chtonoplastes* se développe en abondance.

La vase noire et nauséabonde des ports, où l'abondance des matières organiques donne lieu à d'importantes fermentations anaérobies, constitue un type particulier de substratum (facies sapropélique) très défavorable aux algues en général et où seules peuvent vivre des Ulves non fixées et quelques rares Cyanophycées.

La vase profonde est, aux environs de Banyuls, absolument dépourvue de végétation. Il semble d'ailleurs qu'il en soit généralement ainsi. Néanmoins, nous savons depuis les recherches de J.-J. Rodriguez (1888-1889) que les fonds vaseux des Baléares possèdent, par des profondeurs de 100 à 150 mètres, une végétation algale très riche et où se rencontrent des espèces de grande taille, comme par exemple le *Laminaria Rodriguezii* Born. Il est difficile d'expliquer pourquoi la vase profonde absolument stérile à Banyuls possède aux Baléares une flore si développée. Ainsi que le remarque C. Sauvageau (1912, p. 177) : « La lumière, la limpidité de l'eau, les courants sous-marins

Source : MNHN, Paris

n'interviennent pas, la consistance de la vase non plus; en apparence, la couleur et la nature chimique du dépôt profond seules diffèrent, mais jouent-elles un rôle si important ? ». En effet, la vase de la région de Banyuls, provenant de la décomposition des schistes primaires, est de couleur noirâtre et très pauvre en calcaire, alors que celle des Baléares est blanche et très calcaire. Il ne semble pas, à priori, que l'abondance du calcaire dans la vase des Baléares puisse expliquer sa riche végétation, mais peut-être la couleur blanche de la vase, réfléchissant les rayons lumineux et calorifiques, permet-elle le développement d'algues qui, sur un fond de couleur sombre, ne recevraient pas une intensité lumineuse suffisante pour leur permettre de vivre. Il s'agit d'ailleurs là d'une hypothèse qu'il serait souhaitable de voir confirmer ou infirmer par des mesures photométriques.

L'Epiphytisme

Les algues ne demandant en général au substratum qu'un support pour se fixer, et n'empruntant le plus souvent aucun élément nutritif à ce substratum, peuvent se fixer sur les objets les plus divers, aussi bien inorganiques que vivants. Aussi, l'épiphytisme est-il très fréquent chez les algues marines.

Si certaines espèces, par suite de la longue durée de leur vie (*Cystoseira* par exemple), ou de la forme de leur thalle en plaque étalée plus ou moins étendue (*Ralfsia, Nemoderma*), ont besoin, les unes d'un substratum durable et résistant, les autres d'une surface relativement plane et étendue, pour pouvoir atteindre leur complet développement, et sont par conséquent généralement localisées sur les rochers ou parfois sur les algues calcaires, beaucoup d'algues annuelles ou éphémères sont indifféremment épiphytes ou épilithes.

Parmi les épiphytes, on peut distinguer des espèces susceptibles de se fixer sur les algues les plus diverses, alors que d'autres épiphytes sont plus localisés et paraissent ne pouvoir se développer que sur une seule ou quelques espèces bien déterminées.

Néanmoins, même les épiphytes non spécialisés paraissent marquer des préférences pour certaines espèces qu'ils envahissent fréquemment, alors que d'autres en sont généralement dépourvues. C'est ainsi que le *Phyllophora nervosa*, par exemple, est presque constamment envahi par des épiphytes variés (et aussi par de nombreux animaux fixés : *Spongiaires, Hydraires, Bryozoaires*, etc.), et je n'ai jamais rencontré un seul individu qui en soit absolument indemne. Plusieurs *Cystoseira* sont également très riches en épiphytes. Par contre, d'autres espèces, comme le *Rissoella verruculosa*, en sont presque constamment

Source : MNHN, Paris

dépourvues. Il en est de même pour beaucoup d'algues éphémères, dont le développement rapide ne permet l'établissement à leur surface que de quelques épiphytes microscopiques, également à multiplication rapide (Diatomées, en particulier).

Il est assez difficile d'expliquer pourquoi certaines espèces sont si fréquemment envahies alors que d'autres sont le plus souvent indemnes. Dans beaucoup de cas, la durée de vie plus ou moins longue de l'hôte, la nature de la surface de l'algue, plus ou moins favorable à la fixation des germes, peuvent expliquer cette différence. Ce fait est particulièrement évident chez deux Laminaires des côtes atlantiques de France : *Laminaria flexicaulis* Le Jolis et *L. Cloustonii* Edmondst. La première, dont le stipe est lisse, est généralement dépourvue d'épiphyte alors que la seconde, qui possède un stipe à surface rugueuse et dont la durée de la vie est plus longue que celle du *L. flexicaulis*, présente un stipe presque constamment recouvert d'épiphytes nombreux et variés.

En ce qui concerne le *Dictyopteris membranacea*, qui est le plus souvent dépourvu d'épiphytes, Ollivier (1929, p. 79) a supposé que la cause de cette immunité « serait à rechercher dans les produits qu'il excrète et à rapprocher de la forte odeur qu'il dégage ». Un autre facteur intervient peut-être pour favoriser le développement des épiphytes ou s'y opposer. R. Lami (1934, p. 1528), étudiant le pH de l'eau des cuvettes littorales, a montré que, dans une même cuvette, le pH n'était pas partout le même, et en prélevant de l'eau au milieu de touffes de diverses algues, il a observé que le pH variait selon l'espèce considérée. Il est possible, comme le suppose Lami, que ces variations de la concentration en ions hydrogène au voisinage d'une algue déterminée, variations qui doivent être encore plus grandes à la surface même de leur fronde, expliquent la spécialisation quelquefois rigoureuse des épiphytes sur certaines algues et leur absence sur d'autres. C'est ainsi que l'élévation souvent considérable du pH dû à l'actif métabolisme des Entéromorphes explique peut-être la rareté des épiphytes sur ces algues qui, lorsqu'ils existent, sont généralement représentés par un petit nombre d'espèces sans doute résistantes avec de nombreux individus (*Myrionema strangulans*, par exemple).

Il peut arriver également qu'une même espèce soit dépourvue d'épiphyte dans une station donnée et en supporte un grand nombre dans une autre station. C'est le cas, par exemple, du *Peyssonnelia Squamaria*, généralement très propre dans les stations assez battues et couvert d'épiphytes variés dans les stations plus calmes. D'ailleurs, d'une manière générale, les épiphytes sont plus abondants dans les stations calmes que dans les stations battues.

Source MNHN Paris

De nombreux épiphytes sont spécialisés, c'est-à-dire qu'ils ne vivent que sur une ou quelques espèces, toujours les mêmes, et ne se rencontrent que tout à fait exceptionnellement sur d'autres supports. Un exemple classique est fourni par le *Rhizophyllis Squamariae*, qui ne se trouve guère que sur les *Peyssonnelia Squamaria* et *rubra*. Néanmoins je l'ai observé, d'une manière tout à fait exceptionnelle, il est vrai, sur le *Codium Bursa* et l'*Udotea petiolata*.

Parmi les épiphytes ainsi strictement localisés, on peut citer en particulier le *Didymosporangium repens* sur les *Antithamnion*, l'*Ectocarpus paradoxus* sur le *Cystoseira mediterranea*, l'*Ascocyclus orbicularis* sur les feuilles de Posidonies, le *Nereia filiformis* sur le *Peyssonnelia Squamaria*, l'*Acrochaetium Duboscqii* sur le *Bryopsis muscosa*, etc...

Si les raisons indiquées plus haut permettent d'expliquer, dans une certaine mesure, l'abondance des épiphytes sur certaines algues et leur rareté ou leur absence complète sur d'autres algues, les causes qui limitent la fixation d'un épiphyte à un hôte déterminé sont beaucoup plus obscures. On ne peut parler ici d'une adaptation étroite au chimisme d'une espèce donnée, comme ce pourrait être le cas pour un parasite, puisqu'il s'agit d'épiphytes qui, de toute évidence, n'empruntent rien à leur support. Il y a là une sorte d'« association » dont la réalité est indéniable, mais dont les causes sont bien difficiles à expliquer pour le moment.

Sur un hôte déterminé, les épiphytes ne se développent pas indistinctement sur n'importe quelle partie de leur support. Chez les *Cystoseira*, par exemple, les épiphytes fixés sur le tronc ne sont pas les mêmes que ceux qui se développent vers l'extrémité des rameaux; sur le tronc on rencontre surtout des Squamariées et des Rhodophycées sciaphiles, alors que sur les rameaux ce sont les *Ectocarpus* et les *Sphacelaria* qui dominent. De même, l'*Ectocarpus Lebelii* est localisé dans les cryptes pilifères des *Cystoseira*, dans lesquelles pénètre sa base; cette espèce est donc, par ce caractère, à rapprocher des algues endophytes.

L'épiphytisme, chez les algues marines, ne paraît pas entraîner, pour la plupart d'entre elles, de modifications morphologiques particulières. Beaucoup se fixent sur leur hôte de la même manière qu'elles se fixeraient sur un rocher, soit par un disque, des haptères, des rhizoïdes, etc...

Il y a néanmoins un type morphologique fréquent chez les algues strictement épiphytes, et qui se retrouve dans tous les groupes les plus divers sous des aspects très semblables : c'est la forme en disque mince formé d'une seule ou d'un petit nombre de couches de cellules. Ce

Source MNHN Paris

type se rencontre chez les Chlorophycées (*Ulvella*, *Pringsheimiella*), les Phéophycées (*Myrionema*, *Ascocyclus*) et chez les Rhodophycées (*Erythrocladia*, *Melobesia*, *Epilithon*). La structure dorsiventrale que présentent certains épiphytes (*Rhizophyllis Squamariae*, *Herposiphonia*, etc.) ne semble pas devoir être interprétée comme une adaptation à l'épiphytisme, car elle se rencontre également chez beaucoup d'algues non épiphytes rampant sur les rochers.

Un exemple très net d'adaptation à l'épiphytisme est fourni par le *Rhizophyllis Codii*. Cette algue forme des croûtes circulaires membraneuses à structure dorsiventrale épiphyte sur les thalles de *Codium Bursa*, elle est fortement appliquée sur son hôte auquel elle est fixée au moyen de rhizoïdes qui pénètrent entre les utricules du *Codium*. De plus, la face inférieure du *Rhizophyllis* se moule exactement sur la surface du *Codium* et reproduit en creux l'empreinte du sommet de ses utricules.

Outre les épiphytes fixés sur d'autres plantes, il y a lieu de citer aussi ceux qui se développent sur des animaux. Ceux fixés sur les coquilles ne sont généralement pas caractéristiques, ils se fixent sur ces supports comme ils le feraient sur un support inorganisé. De même, les crabes dragués ont souvent leur carapace complètement recouvertes d'algues variées, qui les dissimulent entièrement.

Les Hydraires de Banyuls sont souvent colorés en rose par une petite Mélobésiée qui les recouvre presque complètement. Les grands Bryozoaires *Myriozoum* et *Cellopora*, vivant en profondeur, sont assez fréquemment recouverts d'un velours vert de *Rhizoclonium Kerneri*.

Les Eponges elles-mêmes portent de nombreux épiphytes. C'est presque exclusivement sur *Cliona viridis* que j'ai observé l'*Hymenoclonium serpens*, qui rampe à sa surface.

Le cas des algues portées par les Oursins est un peu différent. Les algues ne se fixent pas en général sur les Echinodermes, car le test à l'état vivant est recouvert sur toute sa surface d'un épithélium vibratil, qui s'oppose à la fixation des spores. Ce n'est que lorsque cet épithélium a disparu, comme par exemple sur les grands piquants des Cidarides, que les algues peuvent se fixer, ou bien comme dans le cas étudié par MORTENSEN et ROSENVINGE (1934), lorsqu'un parasite a détruit cet épithélium.

On observe souvent dans l'étage infralittoral supérieur, dans les stations éclairées, que les Oursins portent sur leur face aborale tournée vers le haut, soit des coquilles (Patelles, Moules, *Haliotis*), soit des fragments d'algues qui sont le plus souvent des *Peyssonnelia Squamaria*, ou des fragments de *Lithophyllum*. Ces algues ne sont pas fixées sur l'Oursin, mais recueillies par lui et maintenues en place à l'aide de ses ambulacres.

Source : MNHN, Paris

Dans ces conditions, les *Lithophyllum* peuvent continuer à croître et, du fait de ce mode de vie spécial, prennent parfois une forme particulière. J. CHALON, qui avait observé ce phénomène à Port-Vendres, a décrit (1900, p. 6) la forme que prend dans ces conditions le *Lithophyllum dentatum*, sous le nom de f. *Echini* Chalon. Contrairement à ce que paraît supposer CHALON, il ne semble pas que ce soit comme protection contre leurs ennemis que les Oursins se couvrent ainsi d'algues et de débris; il est plus vraisemblable qu'il s'agit d'un réflexe dû à l'action d'une lumière trop intense.

ENDOPHYTISME ET PARASITISME

Beaucoup d'espèces, au lieu de se fixer à la surface des autres algues, pénètrent à l'intérieur du thalle de celles-ci en s'insinuant entre les cellules ou entre les couches de leur membrane externe : ce sont les algues endophytes.

Il y a lieu d'ailleurs de distinguer de vrais et de faux endophytes. On qualifie, en effet, souvent, d'algues endophytes, les espèces qui vivent entre les cellules ou les filaments des algues spongieuses comme c'est le cas, par exemple, pour le *Calothrix parasitica*, dont les trichomes se développent entre les filaments qui constituent le thalle du *Nemalion*. C'est également le cas des algues vivant entre les utricules des *Codium*, soit qu'elles y enfoncent seulement leur partie inférieure ou rhizoïdale, comme on l'observe chez le *Phormidium Feldmanni* et l'*Acrochaetium Codii* Crouan, soit qu'elles y vivent entièrement incluses comme plusieurs Cyanophycées (*Microcoleus Codii*, *Vouki*, *Wuitneri*, *Hydrocoleum coccineum*, *Brachytrichia Balani* f. *purpurea*).

Toutes ces formes, qui s'insinuent entre des cellules contiguës, mais isolées et libres entre elles et non réunies par une membrane commune, ne perforent aucune membrane pour pénétrer entre ces cellules et ne peuvent pas être considérées comme réellement endophytes. Il faut, me semble-t-il, réserver ce nom aux espèces qui pénètrent dans les tissus de leur hôte en perforant leur membrane externe. Elles peuvent alors se développer, soit entre les couches de cette membrane externe, comme c'est le cas pour les *Endoderma*, soit s'étendre plus avant à l'intérieur des tissus de leur hôte en envoyant des filaments qui circulent entre les cellules dans leurs lamelles moyennes (*Myriactula stellulata*), soit même en envoyant des suçoirs à l'intérieur des cellules de l'hôte, comme c'est le cas pour l'*Acrochaetium cytophagum* (Rosenv.) Hamel.

On a souvent qualifié ces endophytes de parasites; en réalité, si

Source MNHN Paris

certaines ne paraissent occasionner aucun dommage sensible à leur hôte, leur pénétration dans un tissu vivant ne peut avoir qu'une influence défavorable sur l'algue ainsi envahie, mais le fait que la majorité de ces endophytes sont normalement pigmentés et semblent par conséquent susceptibles d'une nutrition autotrophe permet de les considérer au moins comme des hémiparasites. Il existe, néanmoins, des endophytes dépourvus de pigments assimilateurs et qui, par conséquent, doivent être considérés comme des parasites stricts, c'est le cas du *Janczewskia verrucaeformis* vivant sur le *Laurencia obtusa*.

Beaucoup d'endophytes paraissent strictement liés à un hôte déterminé et ne peuvent vivre que sur lui, c'est le cas du *Ricardia Montagnei* sur le *Laurencia obtusa*. Certains entraînent la formation de cécidies dues à la réaction de leur hôte, comme chez le *Streblonema Valiantei*, qui produit de petites cécidies mamelonnées sur les rameaux du *Cystoseira mediterranea*. Il faut d'ailleurs remarquer que des espèces épiphytes peuvent également entraîner la formation de galles, c'est ce qui s'observe chez le *Streblonemopsis irritans* sur le *Cystoseira opuntioides*.

D'autres endophytes ne paraissent avoir aucune spécificité et sont capables de se développer indifféremment sur un grand nombre d'algues très diverses. C'est le cas, par exemple, pour les *Endoderma*, que l'on confond généralement, mais peut-être à tort (1), sous le nom d'*Endoderma viride*, et qui se rencontrent à Banyuls sur un grand nombre de Rhodophycées : *Porphyra*, *Halymenia*, *Gymnogongrus*, *Rhodymenia*, *Chrysymenia*, *Callithamnion*, *Ceramium*, et que COTTON a également signalés sur des Chlorophycées. De même, le *Blastophysa rhizopus* vit en épiphyte, entre les filaments de l'*Acrosymphyton purpuriferum* et du *Dudresnaya verticillata*, et se retrouve endophyte entre les cellules du thalle de l'*Ulva lactuca*.

LES ALGUES ENDOZOIQUES

On peut ranger sous ce nom les algues pénétrant à l'intérieur des animaux vivants et localisées, soit dans leur squelette, soit dans leurs tissus vivants eux-mêmes. Il y a lieu d'en exclure les algues perforantes vivant dans le calcaire des coquilles, car celles-ci ne sont nullement spécifiques de cet habitat, elles se rencontrent non seulement dans les coquilles vivantes ou mortes, mais aussi dans les roches calcaires ou dans les Lithothamniées.

(1) Il est possible, en effet, que l'on confonde plusieurs espèces sous le nom d'*Endoderma viride*, et il y aurait lieu de rechercher si les variations morphologiques que l'on observe suivant les hôtes doivent être attribuées à des différences spécifiques de l'endophyte ou à la structure différente des hôtes (voir à ce sujet les observations de BØRGESEN, 1921, p. 416).

Source MNHN Paris

Parmi les algues endozoïques, on peut distinguer, d'une part, les algues chitinicoles et, d'autre part, les algues inter ou intracellulaires vivant dans les tissus vivants, et qui sont généralement considérées comme des symbiotes.

Les algues chitinicoles sont celles vivant dans les parties squelettiques constituées de chitine ou de substances analogues de divers invertébrés marins. Ces algues se rencontrent en particulier chez les Spongiaires; à Banyuls, le *Rhodochorton membranaceum* envahit parfois le squelette réticulé de spongine des *Spongelia* et le colore en rouge vif. Cette algue se rencontre également, ainsi que divers *Acrochaetium*, chez des Hydraires et des Bryozoaires.

Chez les Mollusques, on connaît deux espèces de Chlorophycées, du genre *Tellamia*, qui vivent dans le périostracum de divers gastéropodes. L'une d'elles, *Tellamia contorta*, signalée dans l'Atlantique nord sur diverses espèces de Littorines, se rencontre à Banyuls dans le périostracum du *Pisania maculosa* Lamk.

Les algues endozoïques inter ou intracellulaires sont celles qui se développent au sein des tissus des animaux vivants, soit entre les cellules qui constituent ces tissus, soit à l'intérieur même des cellules. Ces espèces endozoïques vivent chez des animaux variés (Protozoaires, Spongiaires, Célentérés, Vers, etc.) et elles appartiennent à des groupes très divers. Ce peuvent être des Dinophycées (Zooxanthelles), des Chlorophycées (Zoochlorelles, etc.), des Rhodophycées (*Ceratodictyon*, *Thamnoclonium*), des Cyanophycées (Zoocyanelles).

Sans avoir recherché spécialement les algues endozoïques, j'ai observé à Banyuls des Zooxanthelles dans le tissu de diverses éponges et, en particulier, dans la *Cliona viridis* O. Schm., dont elles colorent la chair en brun olivâtre.

Sous le nom de Zoocyanelles, j'ai proposé (1932) de désigner les Cyanophycées vivant dans le tissu des éponges, soit entre les cellules de leur mésenchyme, comme c'est le cas pour le *Phormidium* (?) *Spongeliae* dans les *Spongelia*, et pour l'*Aphanocapsa Raspaigellae* dans l'*Hircinia variabilis*, et diverses autres éponges, soit à la fois entre et à l'intérieur des cellules de l'hôte, ce qui s'observe dans le cas de l'*Aphanocapsa Feldmanni* vivant dans l'*Hircinia variabilis* et le *Petrosia ficiformis*.

L'existence de ces Cyanophycées à l'intérieur des cellules de l'Eponge est à rapprocher des cas d'« Endocyanose » signalés par PASCHER chez divers Flagellés et Rhizopodes.

En ce qui concerne les Zoochlorelles et les Zooxanthelles, on admet généralement qu'il y a symbiose entre l'animal et les algues qu'il renferme. Il semble en être de même dans le cas de l'association

Source : MNHN, Paris

d'Eponges avec des Zoocyanelles; ces dernières peuvent d'ailleurs coexister dans une même éponge avec des Zooxanthelles.

La constance remarquable de ces associations d'algues et d'animaux, le fait que ceux-ci ne paraissent pas souffrir de l'existence des algues dans leurs tissus, et enfin la pigmentation normale de ces algues endozoïques, qui permet de supposer qu'elles possèdent une nutrition autotrophe, montrent bien qu'il ne s'agit pas de parasites. S'agit-il de symbiose ? Oui si l'on ne donne à ce mot qu'un sens purement objectif et impliquant seulement le fait de vivre en commun, mais de nouvelles recherches sont à faire pour préciser s'il s'agit, dans ces différents cas, de symbiose mutualiste, antagoniste ou simplement indifférente.

Certaines algues endozoïques se comportent néanmoins comme de vrais parasites. Th. MORTENSEN et KOLDERUP-ROSENVINGE (1910, 1933, 1934) ont en effet signalé, à différentes reprises, chez les Echinodermes (Ophiure, Astérie, Oursin), des Chlorophycées (*Coccomyxa*) et des Cyanophycées (*Dactylococcopsis*) endozoïques, qui sont de véritables parasites pouvant, dans certains cas, entraîner la mort de l'animal parasité.

Source MNHN Paris

CHAPITRE III

LES MOUVEMENTS DE LA MER ET L'AGITATION DE L'EAU

Les marées et le niveau de la mer

Bien que l'on regarde généralement la Méditerranée comme une mer sans marées, le niveau de l'eau est loin d'y être constant et les effets de l'attraction luni-solaire s'y font sentir d'une manière appréciable. Néanmoins, l'effet de cette attraction est souvent difficile à distinguer d'autres causes qui entraînent des élévations ou des abaissements du niveau pouvant durer pendant des périodes assez longues et masquer, par leur importance, les variations biquotidiennes d'origine astronomique et d'amplitude plus faible.

Ce n'est qu'en certains points de la Méditerranée tels que le nord de l'Adriatique et surtout le golfe de Gabès que, grâce à des dispositions topographiques favorables, l'amplitude des marées devient plus importante et facile à constater pour des observateurs non prévenus. C'est ainsi que l'amplitude des marées de vive eau atteint 2 m. 35 à Gabès. Sur les côtes méditerranéennes de France, l'amplitude est beaucoup plus faible et ne dépasse guère 20 à 30 centimètres.

Les variations du niveau de la mer à Banyuls ont été étudiées par Pruvot (1900), en septembre 1900. Le graphique ci-joint (figure 1), montrant les variations de hauteur des pleines mers et des basses mers par rapport au niveau moyen, a été établi d'après les chiffres publiés par Pruvot. On voit que l'amplitude de la marée (différence entre la hauteur d'une haute mer et celle de la basse mer consécutive) a été, en période de vive eau, de 0 m. 285, et en période de morte eau (marée de la nuit du 10 au 11 septembre) seulement de 0 m. 09.

La courbe inférieure, qui indique les variations de la pression atmosphérique, montre bien l'influence de ce facteur sur la hauteur relative des hautes et des basses mers : la mer atteignant un niveau plus élevé lors d'une faible pression barométrique, et inversement un niveau plus bas lors de fortes pressions. Pour rendre plus évident ce parallélisme entre la pression atmosphérique et le niveau de la mer

Source MNHN Paris

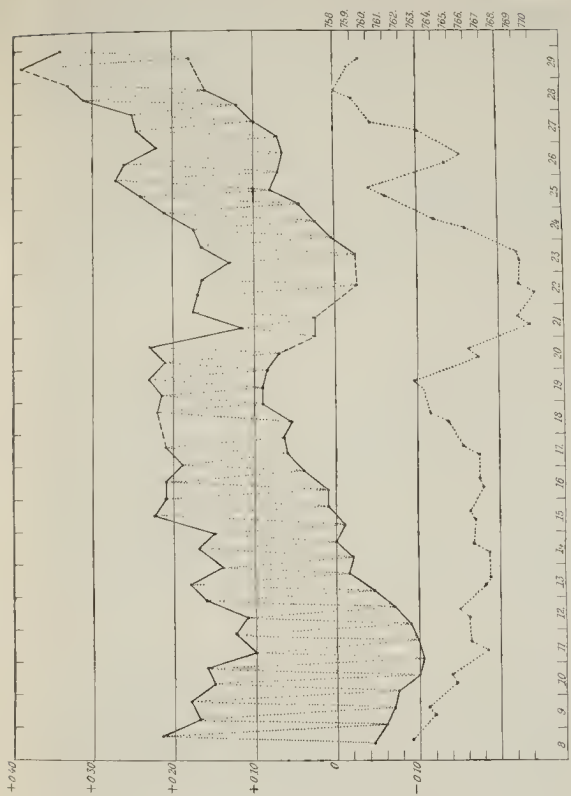


Fig. 1. — *En haut* : Graphique des variations des hauteurs des pleines mers et des basses mers par rapport au niveau moyen à Banyuls. — *En bas* : Variations de la pression barométrique. A droite, échelle de la pression barométrique en m/m. de Hg. A gauche, échelle des hauteurs de la mer en centimètres. Les chiffres en bas indiquent les jours (du 8 au 29 septembre 1900).

sur le graphique ci-joint, l'ordonnée de la courbe des pressions est croissante de haut en bas.

Les différences de niveau les plus considérables observées par Pruvot atteignent 0 m. 77, la hauteur maximum atteinte étant 0 m. 52 au-dessus du niveau moyen, et le plus bas niveau — 0 m. 25 au-dessous du niveau moyen. Ces différences de niveau sont surtout

Source MNHN Paris

le fait de la pression atmosphérique, ce facteur pouvant masquer complètement celui de la marée astronomique, de telle sorte que le niveau d'une basse mer, un jour de basse pression, peut être supérieur à celui d'une haute mer lors d'une forte pression. C'est ainsi que les 28 et 29 septembre 1900, par une pression atmosphérique de 758 et de 759,5 m/m. de mercure, les niveaux des deux basses mers étaient de + 0 m. 53 et de + 0 m. 55 au-dessus du niveau moyen, alors que le 21 et le 23, par des pressions de 770 et de 769,4 m/m., les hauteurs des hautes mers étaient seulement de + 0,485 et + 0,50 au-dessus du niveau.

Le vent, dont la direction et la force sont plus ou moins en rapport avec la pression atmosphérique, influe également sur la hauteur de la mer. Par vents du nord et du nord-ouest (mistral et tramontane), la mer est généralement basse, alors que, par vents du sud et du sud-ouest (vents d'Espagne), le niveau de la mer est beaucoup plus élevé.

Pendant les belles journées d'été, l'air est généralement calme pendant la matinée, puis, vers midi, le vent d'Espagne, désigné en catalan sous le nom de « Mitjorn », s'élève et sa force augmente rapidement. Il est très facile d'observer son action sur le niveau de la mer, qui, très bas le matin, devient ensuite plus élevé dès que souffle le vent d'Espagne, en même temps que le clapotis s'établit.

La grande irrégularité qui règne dans les variations du niveau de la mer à Banyuls ne permet pas la mesure précise du niveau d'un point déterminé au-dessus du zéro, ce qui est facile à faire dans l'Océan. Aussi, n'ai-je pas pu indiquer, pour les différentes associations littorales étudiées plus loin, la hauteur précise des niveaux où elles se rencontrent, et mes observations à ce sujet ne sont qu'approximatives.

Ainsi que l'a montré PRUVOT, et comme je l'ai vérifié bien des fois, la limite supérieure du *Cystoseira mediterranea*, qui forme une ceinture continue le long de la côte, sur les rochers battus, est toujours très régulière et très nette, et située juste au-dessous du niveau de la mer. De plus, ce *Cystoseira* ne supporte pas une émersion de longue durée sans périr, ainsi que je l'ai constaté en particulier fin juin 1933, époque où, la mer ayant été exceptionnellement basse pendant quelques jours, les *Cystoseira mediterranea* les plus élevés se sont trouvés émergés et exposés au soleil pendant quelque temps.

Tous les *Cystoseira* émergés moururent, et leurs rameaux décomposés formaient une bande noire nettement délimitée et tranchant nettement sur la teinte brun jaunâtre des *Cystoseira* vivants, qui n'avaient pas subi l'émersion.

Aussi, j'estime que l'on peut admettre comme niveau moyen de

Source : MNHN, Paris

la mer le niveau indiqué par la limite supérieure de la ceinture du *Cystoseira mediterranea*. C'est ce niveau moyen qui sera utilisé pour délimiter l'étage littoral et l'étage infralittoral.

Courants

Par suite du peu d'importance des marées, les courants de marée, dont le rôle est si important sur les côtes bretonnes, font défaut sur les côtes catalanes. Le grand courant qui longe d'est en ouest les côtes du golfe du Lion ne paraît guère avoir d'importance sur la répartition des algues fixées, et il n'y a pas lieu d'y insister ici.

Houle et ressac, vents

Les mouvements de la mer dus à son agitation par les vents (houle et ressac) ont par contre une grande importance biologique. Il y a lieu de signaler ici la fréquence de l'agitation de l'eau aux environs de Banyuls, les vents y étant très fréquents. D'après Sagols (1902), il y a à Banyuls 65 jours de grand vent par an. Ces vents peuvent être classés en deux catégories : les vents du nord et du nord-ouest (tramontane, mistral), vents secs et froids, souvent très violents et s'accompagnant généralement d'un ciel pur et aussi d'un abaissement du niveau de la mer; les vents du sud et du sud-ouest (mitjorn, garbi), vents plus tièdes, amenant souvent la pluie et entraînant une élévation du niveau de la mer.

On trouvera, dans le travail de Reynès (1894), un graphique de la fréquence relative des différents vents à Port-Vendres.

La fréquence des vents rend la mer généralement agitée aux environs de Banyuls. Une « mer d'huile » est relativement exceptionnelle, surtout en hiver et au printemps, mais plus fréquente pendant l'été, surtout le matin. Sur les rochers très exposés, le ressac est presque continuel et c'est lui qui favorise dans ces stations le développement de certaines algues, le *Tenarea tortuosa* en particulier.

Au large, le vent, lorsqu'il s'élève, donne lieu à un clapotis qui, si le vent persiste, se transforme en houle; celle-ci dure un certain temps après la cessation du vent.

L'agitation de l'eau par la houle se fait sentir jusqu'à une certaine profondeur, et c'est elle qui limite vers le haut le dépôt de la vase côtière, qui ne peut avoir lieu que dans un milieu parfaitement calme. En effet, ainsi que l'ont montré les ingénieuses observations expérimentales d'Aimé, à Alger (1842), le mouvement des vagues

Source MNHN Paris

ne se fait sentir le long des côtes que jusqu'à une quarantaine de mètres de profondeur.

AIMÉ a constaté, en effet, qu'à cette profondeur les eaux avaient conservé un calme absolu au cours d'une période d'un mois pendant laquelle la hauteur des vagues avait été plusieurs fois de 3 mètres.

Il est intéressant de constater, avec PRUVOT et SAUVAGEAU, que cette profondeur de 40 mètres marque également, dans la région de Banyuls, la limite supérieure de la vase côtière, et aussi la limite inférieure de la végétation marine, qui ne se développe pas sur les fonds vaseux.

On voit donc l'importance de l'agitation de l'eau dans la répartition des fonds sous-marins. Néanmoins, ce n'est pas le seul facteur, et si les fonds de vase ne peuvent exister que dans des milieux relativement calmes, les fonds de sable, par contre, peuvent se retrouver à la fois dans des stations calmes et des stations battues. Aussi, OLLIVIER (1929) est-il trop absolu lorsqu'il reproche à DE BEAUCHAMP sa distinction des « modes » battus et abrités dans les différents facies rocheux, sableux et vaseux. D'après OLLIVIER, cela reviendrait à faire entrer deux fois en ligne de compte le facteur de l'agitation de l'eau. Cela n'est pas tout à fait exact, car il existe à la fois des plages de sable battues qui, d'ailleurs, sont dépourvues, en général, de végétation, et des côtes rocheuses très abritées et où l'on n'observe pas de sédimentation appréciable.

ACTION BIOLOGIQUE DE L'AGITATION DE L'EAU

Tous les auteurs qui ont étudié la répartition des êtres marins (BERTHOLD, PRUVOT, DE BEAUCHAMP, OLLIVIER, etc.) ont signalé l'importance capitale de ce facteur. Certains même, comme BERTHOLD (1882, p. 414), avaient admis que l'agitation de l'eau était un facteur indispensable pour la végétation des algues, et que celle-ci faisait complètement défaut en eau stagnante. En réalité, si beaucoup d'espèces ne peuvent vivre que dans des eaux constamment renouvelées, un grand nombre peuvent se développer en milieu tout à fait calme. Ainsi que l'a fait remarquer SAUVAGEAU (1912, p. 176), la végétation très développée découverte entre 100 et 200 mètres aux Baléares par RODRIGUEZ (1888-1889) se rencontre dans un milieu absolument calme, comme le prouve l'extrême ténuité de la vase qui sert de substratum à cette végétation.

Néanmoins, l'agitation de l'eau constitue un facteur de première importance dans la répartition des algues, et la comparaison même

Source MNHN Paris

superficielle de la flore d'une côte battue et d'une côte abritée suffit à le prouver.

Action mécanique de l'agitation de l'eau

L'action mécanique souvent considérable qu'exercent les vagues venant battre les rochers exposés est évidemment défavorable aux algues fragiles ou mal fixées. Il est plus difficile d'expliquer de quelle manière elle favorise les algues résistantes. Dans certains cas, cette action mécanique peut stériliser complètement les stations où le substratum est mobile, qu'il s'agisse de plages de sable ou de fonds de galets, et où le brassage de ces matériaux par les vagues s'oppose à la fixation des algues.

Dans l'étage supralittoral, le ressac permet l'établissement d'une flore toujours située au-dessus du niveau, mais mouillée par intermittence par l'aspersion des vagues.

Dans l'étage littoral et infralittoral, l'agitation de l'eau joue un grand rôle dans la répartition des sédiments. Si elle ne conditionne pas d'une manière absolue la répartition des fonds rocheux et des fonds meubles, l'absence d'agitation de l'eau, dans les stations calmes, permet le dépôt sur les rochers d'une fine couche de vase, dont la présence influe sur la répartition des algues, soit en favorisant l'établissement de certaines espèces recherchant ce substratum (Cyanophycées en particulier), soit en s'opposant à la fixation des germes de nombreuses algues pour lesquelles un substratum propre et dépourvu de sédiments est nécessaire. De là la distinction proposée par Ollivier d'un sous-facies rocheux d'érosion et d'un sous-facies rocheux de sédimentation.

Action de l'agitation sur la température de l'eau

L'agitation de l'eau agit également, d'une manière indirecte, en modifiant les qualités physiques et chimiques de l'eau. En mêlant les couches superficielles et les couches profondes, elle agit en particulier en s'opposant aux trop grandes variations de température de l'eau, soit dans le sens d'un abaissement en hiver, lorsque la température de l'air est inférieure à celle de l'eau, soit dans le sens contraire en été.

L'élévation de la température en été dans les stations calmes et peu profondes est parfois considérable, et cette élévation de température est un obstacle très net au développement de beaucoup d'algues dans ces stations. La localisation d'un grand nombre d'espèces sur les rochers battus paraît être due à leur sténothermie, qui ne leur permet pas de s'établir dans les stations calmes où les variations de température de l'eau sont plus considérables.

Source MNHN Paris

Action de l'agitation sur la composition de l'eau

L'agitation de l'eau influe également sur sa composition physico-chimique. Le renouvellement de l'eau, en particulier, facilite l'entraînement des substances de déchet excrétées par les algues et les animaux, et dont l'accumulation peut leur être néfaste. Il faut toutefois reconnaître que nous ne savons à peu près rien sur la nature et la quantité de ces substances excrétées, ainsi que sur leur action possible sur la végétation, aussi l'importance de ce facteur sur la répartition des algues est-il, pour le moment, difficile à apprécier. On attribue généralement une grande importance à l'action de l'agitation de l'eau sur la teneur en gaz dissous que l'on a considérée comme un facteur important pour la répartition des espèces.

Bien que, ainsi que l'a écrit PRUVOT avec juste raison, « la teneur en gaz dissous soit plutôt une conséquence qu'une cause de la richesse ou de la pauvreté de la faune et de la flore en un lieu donné », ce facteur est certainement important, tout au moins en ce qui concerne le gaz carbonique tant dissous que combiné à l'état de bicarbonate. Ainsi que je l'indiquerai plus loin, ce facteur joue un grand rôle dans la flore des flaques supralittorales à végétation dense, où il arrive fréquemment, au cours d'une journée ensoleillée, que tout le CO^2 assimilable soit utilisé, ce qui peut, dans certains cas, limiter le développement des algues. De plus, l'élévation du pH consécutive à cette disparition des bicarbonates est néfaste à de nombreuses algues (Floridées en particulier), mais de telles augmentations de l'alcalinité ne paraissent possibles que dans des milieux restreints et absolument tranquilles, comme les flaques supralittorales. Dans la mer libre, même dans les stations très calmes, il ne semble pas que l'élévation du pH résultant de la photosynthèse des algues puisse atteindre un degré suffisant pour exercer une action néfaste sur les algues fragiles.

On a généralement admis comme un dogme que l'eau agitée par les vagues était plus riche en oxygène que l'eau calme, et que c'était cette forte oxygénation de l'eau qui favorisait le développement des organismes végétaux et animaux, qui recherchent les stations battues.

En réalité, ainsi que l'a montré Ed. FISCHER (1929, p. 380) : « On peut considérer comme établi qu'il est inexact que l'agitation de l'eau modifie la teneur en oxygène. » D'ailleurs, l'eau de mer littorale est généralement saturée d'oxygène, et les seules variations importantes de la teneur en oxygène de l'eau de mer ne peuvent guère s'observer que dans des collections d'eau de volume restreint, comme les cuvettes supralittorales renfermant une végétation dense, où la photosynthèse entraîne souvent une production d'oxygène si considérable pendant la journée que celui-ci se dégage sous forme de bulles au sein de l'eau

Source : MNHN, Paris

sursaturée, alors que, pendant la nuit, la respiration des algues consomme une quantité assez grande d'oxygène qui peut en abaisser sensiblement la teneur dans l'eau de la cuvette, ainsi que l'a montré Ed. Fischer (1929, p. 381).

En résumé, l'action biologique de l'agitation de l'eau peut être attribuée à deux facteurs principaux : action mécanique d'une part, dont l'importance est considérable bien que parfois difficile à expliquer, et action régulatrice de la température de l'eau d'autre part, qui s'oppose aux variations brusques et importantes de la température de l'eau. L'action de l'agitation de l'eau sur sa purification et surtout sur sa teneur en gaz dissous a été beaucoup exagérée : elle semble en réalité peu importante et même souvent nulle en ce qui concerne la teneur en oxygène.

Adaptation des algues aux eaux agitées

L'importance biologique de l'action mécanique de l'agitation de l'eau est mise en évidence par les adaptations diverses présentées par les algues vivant dans les stations battues et qui leur permettent de résister au choc des vagues. Ces adaptations concernent surtout la résistance à l'arrachement soit grâce à la forme de leur fronde, soit grâce au mode de fixation, soit enfin à l'aide des modifications de forme et de taille chez les formes vivant dans les stations battues par rapport à celles de la même espèce qui vivent dans les stations calmes.

Il y a lieu de mentionner d'abord les algues qui, par leur mode de fixation, ne peuvent vivre dans les stations battues. C'est le cas de celles qui vivent généralement sur les fonds meubles, comme certaines Caulerpes (C. *prolifera* par exemple) ou les Phanérogames marines, dont les organes fixateurs (rhizoïdes ou racines) pénètrent dans le substratum meuble sans adhérer étroitement à lui, comme c'est le cas pour les algues fixées sur les rochers. Mais même parmi celles-ci, il en est que leur mode de fixation peu résistant empêche de se développer dans les stations battues. C'est le cas, par exemple, du *Cutleria multifida*, espèce fragile, formant des touffes volumineuses fixées par une base très étroite et susceptibles d'être facilement arrachées.

C'est également le cas d'un grand nombre d'espèces chez lesquelles il existe une disproportion entre le volume de la fronde et l'étroitesse de leur base de fixation. A ce type appartiennent par exemple les *Sporochnus pedunculatus*, *Arthrocladia villosa*, *Vidalia volubilis*, *Phyllaria reniformis*, etc.

Les espèces en lames aplaties, non adhérentes au substratum, mais fixées seulement par place au moyen de rhizoïdes peu résistants, comme

Source : MNHN, Paris

c'est le cas, par exemple, pour le *Peyssonnelia Squamaria* et le *Zanardinia propotypus*, sont également adaptées pour vivre dans les stations battues. Il en est de même pour les algues à frondes fragiles, susceptibles de se briser ou de se déchirer facilement, comme celles de certaines formes du *Laurencia obtusa* ou du *Chrysymenia ventricosa*.

Certains types morphologiques de frondes, comme par exemple la forme en croûte ou en coussinets, qui paraît, à priori, très favorable à la résistance à l'arrachement, semblent plutôt devoir être considérés, dans beaucoup de cas, comme des formes d'adaptation à l'émersion. Les algues en croûte ou en coussinets se rencontrent en effet tout aussi bien dans les stations calmes que battues; elles paraissent même être plus rares dans les stations fortement battues.

Enfin, les algues non fixées, telles que le sont, dans certains cas, les Ulves, les *Gracilaria*, ainsi que plusieurs *Chaetomorpha* (C. *Linum*, *implexa*, *gracilis*), qui vivent librement sur les fonds très calmes ou, comme les *Chaetomorpha*, sont entremêlées aux rameaux des autres algues, ne peuvent évidemment vivre que dans les stations relativement calmes.

La calcification présentée par les algues appartenant à des groupes variés (Chlorophycées, *Halimeda;* Floridées, *Liagora*, Corallinacées) ne semble pas devoir être considérée comme une adaptation aux eaux agitées, beaucoup d'entre elles, en effet, vivent dans les stations calmes et parmi les Corallinacées, qui sont les plus fortement calcifiées; il en existe qui, par suite de leur grande fragilité, ne peuvent vivre que dans des stations relativement calmes. Certains *Amphiroa*, par exemple, sont mal adaptés à la vie dans les eaux fortement agitées, qui entraîneraient une désarticulation de leurs segments calcifiés réunis entre eux par des articulations non calcifiées très fragiles.

De même, le *Pseudolithophyllum expansum* ne développe ses grandes lames minces et fragiles, n'adhérant au substratum que par quelques points centraux, qu'à une certaine profondeur où il trouve un milieu plus calme que sur les rochers battus, situés près du niveau, où il ne se présente généralement que sous un aspect rabougri.

Beaucoup d'algues présentent un aspect différent selon qu'elles se sont développées dans des stations battues ou des stations calmes.

Sur les côtes de l'Atlantique, le cas du *Fucus vesiculosus* (L.) est familier à tous les algologues. Les individus de cette espèce, vivant sur les rochers battus, ont des caractères morphologiques différents de ceux développés dans des stations calmes : taille réduite, fronde étroite, aérocystes peu abondants ou même complètement absents, tronc conique rigide, fortement épaissi à la base, etc...

Parmi les algues méditerranéennes, le cas du *Cystoseira abro-*

Source MNHN Paris

tanifolia n'est pas moins frappant (SAUVAGEAU, 1912, p. 473). Dans les stations calmes, où il est particulièrement abondant, c'est une plante très développée, portant, au printemps, de nombreux rameaux comprimés ou arrondis atteignant 60 centimètres de long, très ramifiés et pourvus de nombreux aérocystes, alors que, dans les stations battues, la plante est de taille beaucoup plus réduite, elle conserve pendant plus longtemps sa forme juvénile à rameaux larges et plats, étalés en rosette, à l'état fructifié (correspondant au *C. fimbriata* Lamour.), ses rameaux, moins ramifiés, plus larges et plus courts que ceux de la plante des stations calmes, dépassent rarement 20 cm. de long. La plante est généralement dépourvue d'hétérocystes. L'aspect des deux formes de cette algue est tellement différent que l'on croirait, lorsqu'on les voit pour la première fois, avoir à faire à deux espèces distinctes.

Il y a lieu de remarquer que, si les espèces vivant généralement dans les stations calmes présentent une réduction de taille lorsqu'elles s'avancent dans les stations battues, il n'en est pas de même pour les espèces localisées dans les stations battues qui, lorsqu'elles se rencontrent dans des stations plus calmes, présentent souvent une réduction de taille. C'est le cas, en particulier, pour le *Rissoella verruculosa* dont les individus développés dans les stations assez abritées sont nettement rabougris par rapport à ceux vivant dans les stations fortement battues.

Le mode de fixation des algues sur les rochers battus est très variable suivant les espèces.

Ainsi que l'a signalé COTTON (1912, p. 18), il y a un rapport entre le type de fixation et l'état de la surface de la roche.

Le type le plus fréquent est représenté par la forme en disque celluleux, compact, qui s'observe chez beaucoup de Floridées et en particulier chez le *Rissoella verruculosa*. Chez les Phéophycées, on le rencontre, en particulier, chez les *Cystoseira;* chez certaines espèces de ce genre, le disque au lieu d'être entier devient irrégulier et se divise en haptères peu ramifiés.

Ces deux types de fixation peuvent se rencontrer aussi bien sur les rochers relativement lisses que sur des rochers à surface assez inégale; par contre, une surface trop anfractueuse semble être défavorable à ce type de fixation.

Dans le cas de certaines algues filamenteuses, telles que les *Bangia* et les *Ulothrix*, chaque filament est fixé par sa cellule basale plus ou moins élargie en disque et souvent consolidée par des rhizoïdes issus des cellules situées au-dessus de la cellule basale et se développant à l'intérieur de la membrane du filament ou à sa surface en formant un cortex adhérent au filament principal. Les espèces présentant ce type de fixation sont constituées par des filaments simples, de petite taille,

Source MNHN Paris

généralement grégaires et recouvrant la roche d'un tapis continu. Ce mode de fixation est très résistant et est particulièrement bien adapté à la fixation sur les surfaces absolument lisses et fortement exposées au choc des vagues sur lesquelles des algues présentant un autre mode de fixation ne pourraient ni se fixer, ni subsister. On peut rapprocher de ce type celui présenté par les *Porphyra*. Chez ces algues, les cellules de la partie inférieure de la fronde donnent naissance à de minces rhizoïdes unicellulaires, simples, qui se développent à l'intérieur de la membrane externe de l'algue et fixent fortement celle-ci au substratum. Grâce à ce mode de fixation, très efficace, les *Porphyra*, malgré leur fragilité apparente, peuvent vivre sur les rochers fortement battus et résister victorieusement à l'arrachement.

Un autre type de fixation nous est fourni par le *Ceramium ciliatum* et diverses autres espèces; l'algue est fixée par des rhizoïdes enchevêtrés, simples ou ramifiés, issus de la base et des parties moyennes de la fronde. Ce type s'observe en particulier sur les substrata à surface très inégale, en ce qui concerne le *Ceramium ciliatum*, par exemple, la surface anfractueuse du *Tenarea tortuosa* paraît être, pour lui, un substratum de choix, et les grosses touffes spongieuses qu'il forme résistent bien à l'action des vagues.

Un mode de fixation intermédiaire entre le type à rhizoïdes et le type à disque celluleux est fourni par le *Callithamnion granulatum*, dont la base est constituée par un disque spongieux formé de rhizoïdes cortiquants, densément feutrés entre eux au centre du disque et plus ou moins libres à la périphérie.

Les espèces présentant ce type de fixation sont également bien adaptées aux substrata à surface irrégulière et anfractueuse, les rhizoïdes peuvent s'insinuer dans les interstices et le disque spongieux épouse fidèlement la surface irrégulière du support.

Ainsi que le remarque COTTON (loc. cit.), il existe d'ailleurs de nombreux intermédiaires entre ces différents types de fixation, et leur rapport avec la nature lisse ou irrégulière de la surface du substratum mériterait de nouvelles recherches.

Source MNHN Paris

CHAPITRE IV

L'EMERSION

— — —

Si, dans la Méditerranée, les variations du niveau de la mer sont beaucoup moins importantes que dans l'océan, le phénomène de la marée, la pression barométrique ainsi que le ressac entraînent néanmoins, ainsi qu'on l'a vu, des variations de niveau appréciables. Il en résulte un territoire alternativement submergé et émergé, dans lequel seuls les êtres susceptibles de supporter ces alternatives d'émersion et de submersion peuvent vivre.

Ce territoire peut être divisé en deux étages : un étage littoral, où les alternatives d'immersion et d'émersion sont fréquentes et habituelles, et un étage supralittoral, où l'émersion est la règle et dans lequel les plantes qui y vivent ne sont mouillées que par les embruns et les vagues qui se brisent contre le rivage lors des tempêtes.

Dans l'étage littoral lui-même, on observe tous les intermédiaires entre l'immersion presque constante, comme dans l'étage infralittoral, et l'émersion continue, comme dans le supralittoral. Cette succession graduée entraîne l'existence de ceintures de végétation différentes du haut en bas de l'étage littoral, chacune des espèces caractéristiques de ces ceintures étant localisée au niveau où elle rencontre les conditions d'émersion et de submersion successives favorables à son développement. Mais si la hauteur absolue au-dessus du niveau moyen influe sur la répartition des différentes ceintures, d'autres facteurs interviennent, qui ne permettent pas d'établir un parallélisme rigoureux entre le niveau de l'eau et les niveaux bionomiques occupés par telle ou telle association.

Dans les stations battues, le ressac, plus violent, permet aux algues de s'élever plus haut sans être exposées à la dessiccation. C'est ainsi que le *Porphyra leucosticta*, qui, dans les stations calmes comme les ports, ne dépasse guère le niveau de l'eau à la limite de laquelle il forme un étroit liseré de quelques centimètres de hauteur, peut également se rencontrer à 1 m. 50 ou 2 m. au-dessus du niveau, sur les parties verticales des falaises fortement battues. Il en est de même du *Rissoella verruculosa*, dont la limite supérieure au-dessus du niveau

Source MNHN Paris

est très variable et très nettement fonction de l'exposition plus ou moins battue de la station où il vit.

Action biologique de l'Emersion

L'émersion expose les algues littorales et supralittorales à la dessiccation, et, par cela même, à des variations souvent considérables de la concentration de l'eau qu'elles retiennent par capillarité. Elles sont également exposées à des variations de température plus brusques et de plus grande amplitude que dans la mer.

L'inclinaison du rivage et la nature du substratum influent sur la rapidité de la dessiccation. Un substratum sensiblement horizontal, où l'eau stagne facilement, est plus favorable aux algues craignant la dessiccation qu'un substratum vertical où l'eau s'égoutte rapidement et où les algues sont plus exposées à la dessiccation; néanmoins, dans ce cas, les algues sont plus abritées de l'éclairement trop intense si souvent nuisible aux algues littorales vivant sur des fonds horizontaux.

La nature du substratum est également importante. Un substratum lisse, favorable à quelques espèces (*Bangia*), est le plus souvent défavorable au plus grand nombre. Au contraire, un substratum recouvert d'une mince couche de vase ou à surface anfractueuse ou poreuse, susceptible de retenir l'eau par capillarité, est favorable à beaucoup d'espèces.

Les Chtamales (*Chtamalus stellatus*), souvent abondantes sur les rochers littoraux, contribuent pour une grande part à maintenir l'humidité du substratum et favorisent l'établissement, au niveau assez élevé où elles vivent, d'une flore assez abondante où dominent les Cyanophycées.

De même, dans les stations abritées du soleil et du vent, dans les grottes en particulier, les algues littorales peuvent remonter plus haut qu'à l'air libre grâce à l'évaporation moins intense à laquelle elles sont soumises dans ces stations, par rapport à celles situées à l'air libre. C'est ainsi que, dans la grotte de Cerbère, grotte marine relativement basse et profonde, où l'air est maintenu constamment humide par des suintements d'eau douce, on observe une Mélobesiée encroûtante (*Lithothamnium Lenormandi*) mêlée à l'*Hildenbrandia prototypus* jusqu'au plafond de la grotte situé à 1 m. 50 environ au-dessus du niveau moyen. Si l'éclairement très faible, qui règne dans cette station, favorise le développement de ces espèces, leur existence à un niveau aussi élevé est certainement due à l'état hygrométrique très élevé de l'air de cette grotte.

L'influence de l'état hygrométrique de l'air sur la végétation lit-

Source MNHN Paris

torale et supralittorale est en effet très nette et joue un rôle important dans le développement de ces algues, qui passent une grande partie de leur vie émergées. Dans la région de Banyuls, où la végétation littorale et supralittorale est relativement peu développée, il faut sans doute attribuer ce fait, pour une grande part, à la sécheresse de l'air, qui entraîne une dessiccation rapide des algues émergées lorsque la mer est calme.

D'après GAUSSEN (1926), la moyenne annuelle de l'état hygrométrique de l'air est de 60,2 à Banyuls et de 62,5 au cap Béar. En été, ainsi que nous l'avons observé DE VIRVILLE et moi, l'état hygrométrique de l'air s'abaisse beaucoup pendant la journée et est généralement compris entre 30 et 40 et parfois même moins.

Ces chiffres sont notablement inférieurs à ceux que l'on observe en Bretagne et dans les régions septentrionales. Aux Fœroé, par exemple, où les algues remontent sur les falaises jusqu'à 100 pieds (environ 30 m.) au-dessus du niveau de la mer (BØRGESEN, 1905), l'état hygrométrique de l'air est très élevé (82 pour l'année entière, 85 en été). L'état hygrométrique de l'air est également plus élevé sur les côtes algériennes que dans la région de Banyuls, c'est ce qui explique le développement important de la végétation littorale malgré la température plus élevée.

J'ai déjà signalé (1931, p. 189) qu'en Algérie, à Cherchell, l'*Enteromorpha compressa* peut remonter très haut au-dessus du niveau : le long de la jetée qui unit l'îlot Joinville à la terre, sur le côté ouest tourné vers le large, les Entéromorphes formaient, en hiver et au printemps, sur les parois de la jetée, un revêtement continu jusqu'à 2 mètres au-dessus du niveau. Je n'ai jamais observé un tel développement aux environs de Banyuls, et il me paraît peu probable que, dans cette région, l'*Enteromorpha compressa* puisse remonter aussi haut.

J'ai également émis l'hypothèse (1931, p. 236) que la répartition discontinue du *Rissoella verruculosa* dans la Méditerranée pourrait peut-être s'expliquer par des différences d'état hygrométrique de l'air dans les différentes régions de cette mer.

L'évaporation intense à laquelle sont exposées les algues littorales et supralittorales entraîne une concentration de l'eau qu'elles retiennent par capillarité et que renferment leurs tissus. Certaines, comme le *Rissoella verruculosa* ou les *Porphyra*, peuvent même supporter une dessiccation très avancée sans mourir.

Très résistantes aux fortes élévations de la pression osmotique, les algues littorales supportent également bien l'abaissement de la concentration de l'eau de mer. Exposées à l'air libre, elles reçoivent fréquemment la pluie, qui ne paraît avoir aucune action néfaste sur

Source MNHN Paris

beaucoup d'entre elles. Elles sont donc éminemment euryhalines. Elles sont également eurythermes, supportant en hiver des froids assez vifs ou en été des températures élevées. Il en est de même d'ailleurs pour les algues vivant dans les cuvettes supralittorales, dont la température de l'eau, inférieure à celle de la mer en hiver, la dépasse souvent de beaucoup en été. Néanmoins, les algues littorales paraissent supporter beaucoup moins bien l'élévation de la température que son abaissement, ce qui explique leur raréfaction en été dans la Méditerranée et leur développement beaucoup moindre dans les régions tropicales, où la végétation littorale proprement dite est souvent presque nulle (BØRGESEN, 1900, p. 50), alors qu'elle est largement développée dans les régions froides.

ADAPTATION DES ALGUES A L'ÉMERSION

Certaines algues exposées à l'émersion présentent des caractères morphologiques et physiologiques que l'on peut considérer comme des adaptations à ce facteur défavorable pour beaucoup d'espèces.

La forme en gazon ras, comme par exemple celle du *Gelidium pusillum* var. *pulvinatum*, est assez fréquente chez les algues littorales et paraît favoriser la résistance à la dessiccation, ces algues de petite taille, serrées les unes contre les autres, offrant moins de surface à l'évaporation et retenant une certaine quantité d'eau par capillarité.

La forme en croûte (*Ralfsia*, *Mesospora*, *Nemoderma*) paraît également favorable. Dans le cas du *Nemoderma* et du *Mesospora*, l'eau retenue par capillarité entre les filaments contigus mais non soudés et formant un velours, paraît très favorable à la résistance à la dessiccation, comme l'a signalé SAUVAGEAU (1912, p. 173) pour le *Nemoderma*.

La forme en touffe globuleuse est également fréquente, elle permet à beaucoup d'espèces d'apparence fragile de résister victorieusement à l'évaporation. Un excellent exemple de ce type est fourni par le *Bryopsis muscosa*, qui forme des touffes globuleuses atteignant la grosseur du poing et qui retiennent par capillarité, entre leurs filaments, une quantité d'eau importante, ainsi qu'on peut s'en rendre compte en exprimant une de ces touffes spongieuses. La persistance de l'eau dans ces touffes permet le développement, sur les filaments du *Bryopsis muscosa*, de nombreux épiphytes (surtout Rhodophycées), qui ne résisteraient pas à une exposition prolongée à l'air libre.

Le développement des poils hyalins et des épines, chez le *Ceramium ciliatum* en particulier, en augmentant la consistance spongieuse

Source MNHN Paris

de ces algues et la quantité d'eau qu'elles peuvent retenir, favorise sans doute aussi leur résistance à la dessiccation.

Enfin, beaucoup de Cyanophycées littorales (*Rivularia*, *Placoma*, *Entophysalis*) doivent leur résistance à la dessiccation aux gaines épaisses et riches en eau qui entourent leurs trichomes ou leurs cellules, et qui peuvent subir une dessiccation avancée sans perdre leur vitalité.

D'autres Cyanophycées littorales et supralittorales résistent à l'émersion en menant une vie endolithe, soit dans les rochers calcaires, soit dans le test des Chtamales.

D'autres espèces doivent leur résistance à la dessiccation consécutive de l'émersion à la possibilité qu'elles ont de subir un certain degré de dessiccation sans mourir. C'est le cas des *Fucus* et des *Pelvetia* de l'Atlantique, et du *Rissoella* dans la Méditerranée. Ce dernier, après quelques jours d'émersion continue, devient noir et cassant et semble mort et entièrement desséché; néanmoins, il est capable de reprendre son aspect naturel dès qu'il est de nouveau immergé.

Il en est de même pour les *Bangia* et les *Porphyra*, qui sont des espèces extrêmement résistantes à la dessiccation, malgré leur apparente fragilité. Les *Bangia*, en particulier, ainsi que l'a observé BERTHOLD à Naples, et comme je l'ai moi-même constaté à Banyuls, peuvent supporter sans périr une émersion de 15 jours consécutifs et même plus. Au bout de ce temps, ils semblent complètement desséchés, mais comme le *Rissoella*, ils peuvent reprendre leur état naturel dès qu'ils sont de nouveau baignés par la mer.

De telles algues peuvent réellement être qualifiées de reviviscentes. D'après Mlle J. TERBY (1920), cette propriété serait liée à la perméabilité de leur protoplasme pour les sels contenus dans l'eau de mer, ce qui leur permet de supporter de fortes concentrations du milieu marin extérieur sans être plasmolysées.

Cette résistance à la plasmolyse par l'eau de mer fortement concentrée est d'ailleurs un phénomène général chez beaucoup d'algues marines littorales (cf. OSTERHOUT, 1906, HÖFLER, 1931). La résistance à la dessiccation est d'ailleurs très variable selon les algues, et entre les espèces infralittorales et celles vivant à un niveau très élevé, on trouve tous les degrés de résistance (MUENSCHER, 1915).

L'émersion peut également avoir une influence sur le mode de reproduction de certaines espèces. C'est le cas de l'*Ulothrix pseudoflacca*, qui vit en hiver et au printemps sur les rochers battus depuis le niveau de la mer jusqu'à 1 mètre et plus au-dessus. La croissance de cette espèce est rapide, et il suffit d'une semaine ou deux d'une mer

Source : MNHN, Paris

agitée pour observer ses gazons verts sur des rochers battus par les vagues, qui en étaient dépourvus précédemment. La reproduction de cette algue se fait normalement par zoospores et zoogamètes, mais si une période de mer calme survient, l'algue se trouve exposée à la dessiccation; dans ces conditions, elle ne forme plus ni zoospores ni zoogamètes, mais ses filaments se dissocient en cellules isolées entourées d'une membrane épaisse et gélifiée : il y a formation d'acinètes, qui sont capables de résister à la dessiccation.

D'après WILLE (1901, p. 25), la formation des acinètes s'observe en Norvège, en été, et dans la région littorale supérieure. Je l'ai observée à Banyuls, en avril, chez des *Ulothrix pseudoflacca* développés sur la jetée du vivier du Laboratoire Arago à plus de 1 m. 50 au-dessus du niveau de l'eau, c'est-à-dire dans des conditions comparables à celles où WILLE a observé le phénomène en Norvège : à la fin de la végétation et à un niveau très élevé.

Un grand nombre d'algues littorales et supralittorales présentent des périodes de végétation variables selon la région géographique considérée, mais relativement constantes dans les limites d'une aire donnée, comme par exemple la Méditerranée.

Si un certain nombre d'entre elles sont pérennantes, beaucoup sont annuelles et même éphémères, et disparaissent complètement pendant la saison défavorable. C'est le cas, en particulier, des *Porphyra*, *Bangia*, *Ulothrix*, qui ne se rencontrent qu'en hiver et au printemps et font entièrement défaut en été, alors que le *Rivularia mesenterica* apparaît seulement en été, en août et septembre, persistant le reste de l'année à l'état d'hormogonies isolées dans les fentes des rochers.

Le peuplement des rochers littoraux par les espèces éphémères est souvent très rapide. Les *Bangia* et les *Ulothrix* par exemple, dont l'abondance est très variable selon les années, peuvent couvrir en quelques jours de grandes surfaces de rochers qui en étaient jusqu'alors dépourvus. D'où proviennent les germes donnant naissance à ces peuplements ? S'agit-il de spores ou d'œufs de l'année précédente ayant passé leur période de repos sur place à l'état de vie ralentie, malgré les conditions très défavorables de ces rochers nus et brûlants pendant l'été, et qui se recouvraient à la fin de l'automne d'une abondante végétation ? Ou bien, ces spores ou ces œufs proviennent-ils de quelques rares individus ayant subsisté pendant la saison défavorable dans quelque station privilégiée ? Nous ne sommes guère renseignés sur cette question. Il est probable que, selon les espèces, les deux modes de conservation peuvent se rencontrer. Dans certains cas, l'existence de formes microscopiques (pléthysmothalle et protonéma) susceptibles de vivre à un niveau inférieur pendant la saison défavorable

Source MNHN Paris

explique, sans doute, la persistance de ces algues éphémères, comme c'est le cas pour les Phéophycées à éclipse étudiées par SAUVAGEAU, qui vivent en épiphytes sur des algues elles-mêmes éphémères et qui subsistent pendant le reste de l'année sous une autre forme et sur un autre substratum que celui qui leur est habituel à l'état délophycé.

Au point de vue de la résistance à l'émersion, on peut distinguer parmi les algues marines deux groupes bien différents par leur physiologie :

1) Les *algues strictement infralittorales*, qui ne supportent pas une émersion un peu prolongée comme le prouve leur mort rapide lorsque le niveau de la mer subit un abaissement exceptionnel qui les laisse à sec.

2) Les *algues littorales* susceptibles de supporter des émersions plus ou moins fréquentes et plus ou moins longues.

Parmi ces dernières, il y a lieu également de distinguer, d'une part, des espèces littorales facultatives pour lesquelles l'émersion n'est pas nécessaire, bien qu'elles la supportent facilement, et qui peuvent se rencontrer au-dessus du niveau dans des stations toujours immergées ; et d'autre part, des espèces littorales exclusives pour lesquelles des alternatives d'émersion et d'immersion paraissent être une nécessité vitale. C'est le cas des espèces localisées dans l'étage littoral, comme le *Rissoella verruculosa* dans la Méditerranée ou le *Pelvetia canaliculata* dans l'Atlantique, qui ne se rencontrent que dans des stations périodiquement émergées et font même défaut dans les cuvettes littorales et partout où l'eau séjourne à basse mer. Il semble que, pour ces espèces, l'émersion périodique soit un besoin physiologique dont l'étude serait à faire.

Source MNHN Paris

CHAPITRE V

LA PROFONDEUR ET LA PRESSION

On a longtemps attribué un rôle important à la profondeur dans la répartition des algues marines, comme le prouvent les nombreuses classifications bionomiques divisant la région habitée par les algues en zones ou étages superposés et caractérisés chacun par une flore de composition déterminée. Certains auteurs, au contraire, comme BERTHOLD (1883), refusent à la profondeur toute importance dans la répartition des algues. Néanmoins, l'observation montre que la flore de profondeur est nettement différente de celle qui se rencontre au voisinage de la surface, mais ces différences ne sont pas exclusivement fonction de la profondeur. En effet, le seul facteur variant régulièrement avec la profondeur et directement fonction de celle-ci : la pression, ne semble pas avoir une importance très grande sur la végétation des algues.

On sait que, dans l'eau, la pression augmente environ de une atmosphère par 10 mètres de profondeur. A 100 mètres, elle est donc d'environ 10 atmosphères. Les recherches récentes de M. FONTAINE (1930) ont montré que de telles pressions n'avaient aucune influence sensible sur le métabolisme des algues marines. Ce n'est que pour des pressions beaucoup plus considérables que l'on observe une influence de la pression sur les échanges gazeux de l'algue étudiée (*Ulva lactuca*). L'augmentation de la pression entraîne une diminution de la consommation d'oxygène (de 11 % pour une pression de 50 kg. par cm^3, jusqu'à 60 % pour une pression de 800 kg.). La photosynthèse, par contre, est augmentée pour les pressions comprises entre 100 kg. et 400 kg., pour devenir ensuite inférieure à la normale. Pour une pression de 200 kg., l'augmentation de la quantité d'oxygène est de 48 %.

Mais dans la nature, les algues ne sont jamais exposées à ces pressions puisque, à la profondeur correspondante (1.000 à 4.000 m.), elles ne pourraient se développer par suite de l'absence de lumière.

Beaucoup d'algues considérées comme vivant exclusivement en profondeur dans une localité déterminée peuvent, dans d'autres localités et grâce à des conditions particulières, se rencontrer près du ni-

Source MNHN Paris

veau. C'est ainsi qu'à Banyuls j'ai récolté, sous des surplombs ou même dans des cuvettes très ombragées, des espèces que l'on ne rencontre généralement qu'à une certaine profondeur. Il existe pourtant un certain nombre d'espèces qui n'ont été observées jusqu'ici qu'à une profondeur plus ou moins grande. Il semble bien que cette localisation en profondeur ne soit pas due à des exigences particulières vis-à-vis de la pression, mais bien plutôt au fait que c'est seulement à une certaine profondeur que ces algues rencontrent les conditions d'éclairement et de températures favorables à leur développement.

C'est en effet à ces deux facteurs : éclairement très faible et température beaucoup moins variable qu'en surface, qu'il faut attribuer les caractères particuliers que présente la flore profonde. A ces deux facteurs principaux, il faut ajouter l'agitation beaucoup moindre de l'eau en profondeur. C'est ce qui explique que des algues de profondeur puissent, dans certains cas, rencontrer près du niveau des stations favorables à leur développement.

La qualité de la lumière en profondeur où elle est dépourvue de rayons rouges, très rapidement absorbés par les premières couches superficielles d'eau, ne paraît pas, quoiqu'en aient dit certains auteurs et ainsi que je l'indiquerai dans le chapitre suivant, jouer un rôle important dans la répartition des algues.

La localisation des espèces en profondeur peut, peut-être, dans certains cas, s'expliquer par les caractères de leurs organes reproducteurs. Chez les Floridées, par exemple, beaucoup d'algues de profondeur présentent des spores (tétraspores et carpospores) relativement grosses par rapport à celles des espèces vivant près du niveau. C'est ainsi que les tétrasporanges du *Crouania procera*, espèce localisée en profondeur entre 20 et 30 mètres, mesurent 150 μ de long et 120 μ de large, alors que ceux du *Crouania attenuata*, qui vit près du niveau de l'eau, ne mesurent que 50-60 μ de long. De même le *Seirospora sphaerospora* qui, à Banyuls, vit en profondeur, possède des disporanges très volumineux par rapport à la taille de la plante. Il est permis de supposer que les grosses spores plus denses que l'eau des algues de profondeur contribuent, pour une part, à la localisation de ces espèces, mais il faut reconnaître qu'il y a beaucoup d'exceptions.

La grosseur des spores chez ces espèces de profondeur, généralement très riches en matières de réserve (amidon floridéen en particulier), est sans doute liée également au fait qu'elles doivent se développer dans des stations peu éclairées et que des matières de réserve abondantes sont nécessaires à leur premier développement avant qu'elles soient capables de fabriquer elles-mêmes, par protosynthèse, les substances ternaires dont elles ont besoin.

Source MNHN Paris

Ce serait évidemment aller beaucoup trop loin que d'expliquer par la biologie de leurs organes reproducteurs la répartition de toutes les algues, et d'y voir la cause de la répartition en zones successives de la surface vers la profondeur des Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées, que les anciens auteurs expliquaient par une adaptation des divers pigments de ces algues à des lumières d'intensité et de qualité différentes (adaptation chromatique complémentaire). On sait d'ailleurs qu'il y a trop d'exceptions à cette prétendue règle pour qu'elle puisse être prise en considération. En effet, il ne semble pas y avoir de relation bien nette entre la nature des organes reproducteurs : zoospores ou zoogamètes mobiles et le plus souvent positivement phototactiques des Chlorophycées et des Phéophycées, spores immobiles et plus denses que l'eau des Rhodophycées, et la répartition en fonction de la profondeur des espèces appartenant à ces différents groupes.

Néanmoins, la localisation près du niveau de certaines Chlorophycées, comme les Ulves et les Entéromorphes, peut sans doute s'expliquer de cette façon. Ces algues sont en effet localisées près du niveau, bien que, à priori, on ne voit pas bien ce qui peut les empêcher de se développer en profondeur. Ce n'est certainement pas la température plus faible de l'eau qui les en éloigne, car ces algues cosmopolites sont éminemment eurythermes et peuvent supporter aussi bien des températures très élevées (j'ai observé l'*Enteromorpha compressa* bien vivant dans de l'eau à + 40° C en Algérie (FELDMANN, 1931, p. 190) que des températures très basses, elles prospèrent en effet dans les mers polaires, où la température de l'eau est voisine et parfois inférieure à 0° C.

Ce n'est pas non plus le faible éclairement régnant en profondeur qui serait un obstacle à leur développement, car l'éclairement intense qu'elles subissent au voisinage de la surface leur est souvent nuisible, et, en tous cas, nullement nécessaire. KJELLMAN (1875) a en effet observé, à Mosselbey (Spitzberg), que l'*Ulva latissima* prospérait dans cette région pendant la nuit polaire.

La teneur de l'eau en oxygène ne peut pas non plus être invoquée, car s'il y a généralement saturation à la surface, il y a sursaturation entre 25 et 30 mètres de profondeur (JACOBSEN, 1912). Aussi, il me semble permis de supposer que la localisation de ces espèces près du niveau doit être attribuée au phototactisme positif très intense de leurs zoospores et de leurs zoogamètes.

Le tableau suivant (Tableau I) résume l'ensemble de mes observations sur la répartition des algues marines de la région de Banyuls en fonction de la profondeur.

Source : MNHN, Paris

Les variétés ne sont mentionnées que lorsque leur répartition en profondeur est différente de celle de la forme type.

TABLEAU I

Répartition des algues de la région de Banyuls en fonction de la profondeur

	ETAGES								
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL						
			Sup^r	Inférieur					
			0-5 m.	5 10	10-15	15 20	20-30	30-40	
CYANOPHYCEAE									
Merismopedia glauca f. *mediterranea*			—						
Aphanocapsa Raspaigellae			—			—	—	—	
— *Feldmanni*						—	—	—	
— *marina*	—						?		
— *littoralis*	—						—		
Gomphosphaeria aponina			—						
Gloeocapsa deusta	—								
— *crepidinum*		—							
Entophysalis granulosa		—							
Placoma vesiculosa		—	?						
Pleurocapsa amethystea									
— *crepidinum*		—							
Xenococcus Schousboei			—						
— *acervatus*			?						
Hyella caespitosa		—							
Dermocarpa minima			?						
— *sphaerica*		—							
— *prasina*			?						
— *Leibleiniae*			?						
Microcoleus tenerrimus			—						
— *Wuitneri*							—		
— *Codii*							—		
— *Vouki*							—		
Hydrocoleum lyngbyaceum			—						
— *glutinosum*			—						

Source : MNHN, Paris

	ETAGES								
	Supralitoral	Littoral	INFRALITTORAL						
			Supr	Inférieur					
			0-5 m.	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40	
Hydrocoleum glutinos. f. *purpurea.*			—						
— *coccineum*							—		
Symploca hydnoides		—	—						
Phormidium Spongeliae								—	
— *fragile*			—						
— *Feldmanni*							—		
Plectonema Battersii			?						
— *terebrans*									
Lyngbya Agardhii			—						
— *gracilis*			—	—	—	—	—		
— *sordida*			—		—				
— — f. *maxima*			—	—	—	—	—		
— *aestuarii*			?			—			
— *majuscula*									
— *confervoides*								—	
— *lutea*		—							
— *infixa*			—	—	—				
Trichodesmium erythraeum			—						
— *Thiebautii*							—		
Oscillatoria miniata							—		
— *margaritifera*			—						
— *nigro-viridis*			—						
— *Corallinae*			—						
— *simplicissima*			—						
— *amphibia*			—						
— *Cortiana*								?	
— *phycophytica*								?	
Spirulina miniata		—	—						
— *subtilissima*		—	—						
— *tenerrima*		—	—						
— *subsalsa*		—	—		—				
Amphithrix violacea	—								
Calothrix parasitica		—							
— *aeruginea*		—	—						

Source MNHN Paris

	ETAGES							
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL					
			Sup^r	Inférieur				
			0-5 m.	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40
Calothrix confervicola			—	—				
— *Contarenii*		—						
— *crustacea*		?						
— *prolifera*		—						
Isactis plana		—	—					
Rivularia Biasolettiana	—							
— *atra*		—						
— *nitida*	—							
— *mesenterica*		—						
— *polyotis*		—						
Brachytrichia Balani		—						
— — f. *purpurea.*						—		
Nostoc entophytum	—							
Mastigocoleus testarum		—	—					
CHLOROPHYCEAE								
Stephanoptera gracilis	—							
Brachiomonas submarina	—							
Carteria sp.	—							
Platymonas tetrathele	—							
Palmophyllum crassum typicum			—					
— — *orbiculare.*					—	—	—	—
Chlorochytrium Cohnii							—	
Ulothrix flacca		—						
— *pseudoflacca*		—						
— *subflaccida*		—						
Phaeophila dendroides			—			—	—	
Ectochaete leptochaete			—					
Gomontia polyrhiza		—	—					
Tellamia contorta		—						
Endoderma viride		—	—	—	—	—	—	
— *majus*						—	—	
Didymosporangium repens							—	

Source MNHN Paris

	ETAGES							
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL					
			Sup^{r}	Inférieur				
			0-5 m.	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40
Ulvella lens			—					
— *Setchellii*				—				
Pringsheimiella scutata							—	
— *conchyliophila*							—	
Pseudopringsheimia confluens			—					
Blastophysa rhizopus			—				—	—
Enteromorpha micrococca		—						
— *intestinalis*		—						
— *compressa*		—	—					
— *flexuosa*		—						
— *Linza*			—					
— *ramulosa*			—					
— *clathrata*			—					
Ulva lactuca			—	—				
— *rigida*			—					
Valonia utricularis		—	—					
— *macrophysa*						—	—	—
Cladophora pellucida			—	—	—	—	—	
— *prolifera*			—	—	—	—		
— *catenata*			—					
— *Hutchinsiae*			—					
— *utriculosa*			—					
— *ramulosa*			—					
— *dalmatica*		—	—					
— *sericea*			—					
— *Ruchingeri*			—				—	
— *crystallina*	—							
— *Rudolphiana*	—	—						
— *expansa*	—	—						
— *hamosa*		—	—					
— *albida*			—					
— *repens*			—					
— *coelothrix*			—					
Chaetomorpha aerea	—	—	—					

Source MNHN Paris

	ETAGES							
	Supralitoral	Littoral	INFRALITTORAL					
			Sup^r	Inférieur				
			0-5 m.	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40
Chaetomorpha Linum			—					
— *capillaris typica*			—					
— — *crispa*		—						
— *gracilis*			—					
— *Adriani*	—	—						
Rhizoclonium Kochianum		—						
— *Kerneri*							—	
Siphonocladus pusillus			—					
Acetabularia mediterranea			—				—	
Halicystis parvula			—	—	—	—	—	—
Bryopsis plumosa			—					
— *pennata*			—					
— *adriatica*			—					
— *cupressoides*			—					
— *Balbisiana*		—	—					
— *corymbosa*			—					
— *monoica*			—					
— *hypnoides*			—					
— *muscosa*		—						
Pseudobryopsis myura			—					
Derbesia Lamourouxii			—					
— *tenuissima*			—					
Pseudochlorodesmis furcellata			—	—	—	—	—	
Udotea petiolata			—	—	—	—	—	—
Halimeda Tuna f. *typica*			—	—				
— — f. *platydisca*					—	—	—	—
Codium difforme			—		—	—	—	
— *Bursa*				—	—	—	—	—
— *dichotomum*			—	—			—	
Ostreobium Quekettii			—		—			
PHAEOPHYCEAE								
Ectocarpus siliculosus		—	—					

Source MNHN Paris

	ETAGES							
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL					
			Supr	Inférieur				
			0 5 m.	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40
Ectocarpus confervoides		—	—				—	
— *fasciculatus*			—					
— *Mitchellae*			—					
— *granulosus*			—					
— *Lebelii*			—					
— *paradoxus*			—					
— *irregularis*		—	—					
— *Battersii* var. *mediterranea*			—					
— *Valiantei*			—					
— *criniger*			—					
Streblonema sphaericum			—					
Streblonemopsis irritans							—	
Acinetospora Vidovichii		—	—					
Myrionema strangulans			—					
Ascocyclus orbicularis			—	—				
— *conchicola*			—					
Compsonema Liagorae			—					
Nemoderma tingitanum		—						
Ralfsia verrucosa		—						
Mesospora mediterranea		—						
Lithoderma adriaticum		—					—	
Elachista intermedia						—	—	
Myriactula stellulata							—	
— *Rivulariae*			—	—	—	—		
Corynophlaea umbellata			—					
— *Hamelii*							—	
Leathesia mucosa							—	
Cylindrocarpus microscopicus			—					
Strepsithalia Liagorae			—					
Liebmannia Leveillei			—					
Castagnea mediterranea			—					
— *irregularis*			—					
— *cylindrica*			—					

Source MNHN Paris

	ETAGES							
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL					
			Supr	Inférieur				
			0-5 m.	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40
Spermatochnus paradoxus							—	
Nemacystus ramulosus			—					
Stilophora rhizodes			—				—	
Giraudya sphacelarioides			—	—				
Punctaria latifolia			—					
Petalonia Fascia			—					
Scystosiphon Lomentaria		—	—					
Colpomenia sinuosa			—	—				
Myriotrichia adriatica							—	
Asperococcus scaber			—					
— *bullosus*			—					
— — f. *profundus*						—	—	
— *compressus*			—					
Stictyosiphon adriaticus							—	
— *soriferus*			?					
Sphacelaria Plumula							—	
— *tribuloides*			—					
— *hystrix*			—					
— *cirrosa*			—				—	
Halopteris filicina			—	—	—	—	—	—
— *scoparia*			—	—				
Cladostephus verticillatus			—	—	—			
Arthrocladia villosa							—	—
Sporochnus pedunculatus							—	—
Carpomitra costata							—	
Nereia filiformis			—				—	
Phyllaria reniformis			—				—	—
Zanardinia prototypus			—	—	—	—	—	—
Cutleria multifida			—					
— *monoica*							—	
— *adspersa*			—					
Aglaozonia parvula			—					
— *chilosa*							—	
— *melanoidea*			—					

Source MNHN Paris

	ETAGES							
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL					
			Sup^r	Inférieur				
			0-5 m.	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40
Taonia atomaria			—					
Padina pavonia			—	—				
Dictyopteris membranacea			—	—	—	—		
Dictyota dichotoma			—	—	—	—		
— *linearis*			—		—	—	—	
Dilophus ligulatus			—					
— *Fasciola*			—					
— — v. *repens*		—						
Sargassum vulgare v. *megalophyllum*			—					
Sargassum linifolium			?					
— *salicifolium* v. *diversifolium*								
Sargassum Hornschuchii							—	
Cystoseira barbata							—	
— *mediterranea*			—					
— — v. *Valiantei*			—		—	—		
— *selaginoides*			—					
— *elegans*			—					
— *spinosa*			—	—	—	—	—	
— *opuntioides*								
— *caespitosa*			—	—			—	
— *crinita*			—					
— *discors*			—					
— *abrotanifolia*			—					
RHODOPHYCEAE								
Bangia fusco-purpurea	—							
Porphyra leucosticta	—							
— *umbilicalis*	—							
— *linearis*	—							
Erythrotrichia carnea		—						
— *investiens*	—	—						
— *reflexa*	—	—						

Source MNHN Paris

	ETAGES							
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL					
			Sup^r	Inférieur				
			0-5 m.	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40
Erythrotrichia discigera		—						
— *obscura*		—	—					
— *ciliaris*			—					
Erythrocladia subintegra		—	—					
Goniotrichum Alsidii			—				—	
— *Cornu-Cervi*			—					
Asterocytis ornata			—				—	
Acrochaetium microscopicum		—						
— *trifilum*		—						
— *moniliforme*		—						
— *Duboscqii*		—						
— *Nemalionis*		—						
— *virgatulum*			—					
— *secundatum*			—					
— *Daviesii*			—			—	—	
— *Savianum*			—					
Rhodochorton membranaceum								—
— *Hauckii*							—	
— *velutinum*						—	—	
Nemalion helminthoides		—						
Liagora viscida			—	—				
— *distenta*			—	—				
— *tetrasporifera*			—					
Scinaia furcellata			—					
— *complanata* var. *intermedia*						—	—	—
Bonnemaisonia asparagoides			—	—	—	—	—	
— *clavata*						—		
Asparagopsis armata			—	—			—	
Gelidiella lubrica			—					
Gelidium melanoideum			—					
— *pusillum*		—	—					
— *spathulatum*		—	—					
— *crinale*			—				—	
— *pulchellum*		—	—					

Source MNHN Paris

	ETAGES							
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL					
			Sup^r	Inférieur				
			0 5 m	5 10	10-15	15-20	20-30	30-40
Gelidium latifolium			—	—				
— *pectinatum*			—			—	—	
Pterocladia capillacea			—					
Wurdemannia miniata			—					
Dudresnaya verticillata							—	
Acrosymphyton purpuriferum						—	—	
Rhizophyllis Squamariae			—			—	—	
— *Codii*							—	—
Peyssonnelia Squamaria			—	—	—	—	—	
— *rubra*			—	—	—	—	—	
— *atropurpurea*						—	—	
— *Harveyana*							—	
— *polymorpha*			—				—	—
Cruoriella Dubyi			—					
Cruoriopsis cruciata			—					
— *Rosenvingii*			—					
Ethelia Van-Bosseae			—				—	—
Hildenbrandia prototypus	—	—						
Choreonema Thureti			—					
Epilithon membranaceum			—	—				
Lithothamnium Philippi							—	—
— *Lenormandi*	—	—	—					
— *Sonderi*			—					
— *tenuissimum*			—					
— *subtenellum*			—					
— *calcareum*								?
Mesophyllum lichenoides			—	—	—	—	—	—
Lithophyllum incrustans			—	—	—	—	—	—
— *dentatum*	—		—					
— *pustulatum*			—					
— *Hapalidioides* var. *confinis*		—						
Lithophyllum papillosum			—					
— var. *Cystoseirae*			—					

Source MNHN Paris

	ETAGES							
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL					
			Sup^r	Inférieur				
			0-5 m	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40
Lithophyllum macrocarpum f. *intermedia*			?					
Lithophyllum (?) *Haucki*			—				—	—
— *Notarisii*		—	—					
Tenarea tortuosa		—						
Pseudolithophyllum expansum			—		—	—	—	—
Melobesia farinosa			—			—	—	
— — var. *Solmsiana*							—	
— *Lejolisii*			—					
— *(Pliostroma) zonalis*			—					
— *(Litholepis) mediterranea*			—					
Amphiroa rigida			—					
— *cryptarthrodia*			—					
— *Beauvoisii*					—	—	—	
Corallina mediterranea			—					
— *officinalis*			—					
— *virgata*			—					
Jania longifurca			—					
— *rubens*			—					
— *corniculata*			—					
Thuretella Schousboei			—					
Halymenia dichotoma					—	—	—	—
— *Floresia*							—	
— *latifolia*							—	
— *Rodrigueziana*							—	—
— *ulvoidea*							—	
Grateloupia dichotoma			—					
— *filicina*			—					
Cryptonemia Lomation			—				—	
— *tunaeformis*							—	—
Acrodiscus Vidovichii						—	—	
Callymenia tenuifolia							—	
— *Requienii*							—	

Source MNHN Paris

	ETAGES								
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL						
			Sup[r]	Inférieur					
			0-5 m.	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40	
Meredithia microphylla							—		
Cruoria purpurea			—				—		
Calosiphonia vermicularis					—				
Nemastoma dichotoma			—						
Neurocaulon reniforme								—	
— *grandifolium*							—		
Rissoella verruculosa		—							
Rhodophyllis bifida			—				—		
— *appendiculata*							—		
Hypnea musciformis			—						
Plocamium coccineum			—			—	—		
Sphaerococcus coronopifolius			—	—	—	—	—		
Gracilaria confervoides			?						
— *armata*			—						
— *dura*			—						
— *compressa*			—						
— *corallicola*							—		
Phyllophora nervosa			—	—	—	—	—		
— *Heredia*						—	—		
Gymnogongrus Griffithsiae			—						
— *norvegicus*			—						
— *nicaeensis*			—						
Gigartina acicularis			—						
Fauchea repens						—	—		
Gloiocladia furcata				—	—	—	—		
Chrysymenia ventricosa						—	—		
Botryocladia botryoides			—			—	—		
— *Chiajeana*					—	—	—		
— *Boergesenii*						—	—		
Rhodymenia Ardissonei							—	—	
Lomentaria articulata			—						
— *linearis*							—		
— *clavellosa* var. *conferta*			—				—		
— *uncinata*							—		

Source MNHN Paris

	ETAGES							
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL					
			Sup^{r}	Inférieur				
			0-5 m	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40
Champia parvula							—	
Chylocladia Kaliformis			—			—	—	
— *squarrosa*			—			—		
Castroclonium clavatum		—	—					
Sphondylothamnion multifidum			—					
Spermothamnion repens			—					
— *irregulare*			—					
— *flabellatum*						—	—	
Ptilothamnion micropterum					—	—	—	
Lejolisia mediterranea						—		
Griffithsia arachnoidea			—					
— *irregularis*			—					
— *sphaerica*			—					
— *barbata*			—					
— *Schousboei*			—					
— *opuntioides*			—					
Bornetia secundiflora			—					
Monospora pedicellata			—			—		
Pleonosporium Borreri			—	—	—	—	—	—
Callithamnion tripinnatum			—		—	—		
— *scopulorum*			—					
— *tetragonum*			—					
— *caudatum*			—					
— *corymbosum*			—					
— *tenuissimum*							—	
— *byssoides*			—		—	—		
— *Brodiaei*					—			
— *granulatum*		—	—					
Seirospora Griffithsiana							—	
— *humilis*		—						
— *sphaerospora*							—	
Compsothamnion thuyoides				—	—			
Gymnothamnion elegans		—						
Dohrniella neapolitana							—	

Source MNHN Paris

	ETAGES							
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL					
			Sup^r	Inférieur				
			0-5 m.	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40
Antithamnion plumula			—	—	—	—	—	
— *spirographidis*						—	—	
— *cruciatum*			—					
— *tenuissimum*			—				—	
Platythamnion crispum			—	—	—			
Hymenoclonium serpens			—			—	—	
Crouania attenuata			—					
— *bispora*							—	
— *procera*						—	—	—
Wrangelia multifida			—			—		
Ceramothamnion adriaticum							—	
Ceramium tenuissimum			—	—	—	—		
— *echionotum*	—							
— *robustum*	—							
— *Bertholdi*						—	—	
— *elegans*			—					
— *diaphanum*			—					
— *circinatum*			—					
— *strictum*				—	—			
— *tenue*			—					
— *barbatum*			—					
— *transversale*			—		—	—	—	
— *orthocladum*			—					
— *leptocladum*			—					
Centroceras cinnabarinum			—					
Microcladia glandulosa			—			—	—	
Spyridia filamentosa			—			—		
Laurencia papillosa			—					
— *paniculata*			—				—	
— *obtusa*			—			—	—	
— *pinnatifida*			—					
Rodriguezella Strafforellii						—	—	
— *Pelagosae*							—	

Source MNHN Paris

	ETAGES								
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL						
			Supr	Inférieur					
			0 5 m.	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40	
Janczewskia verrucaeformis							—		
Ricardia Montagnei			—						
Chondria tenuissima						—	—		
— *Boryana*			—						
Alsidium corallinum			—						
— *Helminthochorton*			—						
Polysiphonia sertularioides		—							
— *tenerrima*		—							
— *deusta*			—						
— *subulata*		—	—						
— *elongata*							—		
— *pulvinata*							—		
— *dichotoma*							—		
— *sanguinea*							—		
— *Derbesii*			—						
— *biformis*							—		
— *flocculosa*			—						
— *furcellata*		—	—						
— *subulifera*							—		
— *opaca*			—						
— *Brodiaei*			—						
— *deludens*		—	—						
— *fruticulosa*			—						
Pterosiphonia pennata			—						
— *parasitica*			—						
Brongniartella byssoides							—		
Dipterosiphonia rigens		—							
Herposiphonia tenella		—	—						
— *secunda*		—	—						
Lophosiphonia obscura			—						
Halopitys incurvus			—						
Rytiphlaea tinctoria			—						
Vidalia volubilis						—	—	—	
Dasyopsis cervicornis								—	

Source MNHN Paris

	ETAGES							
	Supralittoral	Littoral	INFRALITTORAL					
			Sup^r	Inférieur				
			0 5 m.	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40
Dasyopsis spinella							—	
— *plana*					—	—	—	
Dasya rigidula							—	
— *corymbifera*			—					
— *arbuscula*			—					
— *ocellata*			—		—		—	
Heterosiphonia Wurdemanni			—					
Halodictyon mirabile			—					
Falkenbergia Hillebrandii			—	—	—			
Hypoglossum Woodwardii			—		—			
Apoglossum ruscifolium			—	—	—	—	—	
Erythroglossum Lenormandi			—					
— *Sandrianum*							—	—
— *balearicum*							—	
Myriograme minuta			—					
Nitophyllum punctatum			—					
Acrosorium reptans			—		—	—		
— *uncinatum*			—					
— *venulosum*							—	

NOTA. — Le point d'interrogation, à la place d'un trait fort, dans le tableau précédent, indique qu'il s'agit d'espèces que je n'ai pas observées personnellement dans la région de Banyuls et pour lesquelles les auteurs de la récolte n'ont pas fourni de renseignements précis. Le même signe indique également les algues que je n'ai pas récoltées dans la nature et que je n'ai observées que dans les bacs de l'aquarium du Laboratoire Arago.

Source MNHN, Paris

CHAPITRE VI

LA LUMIÈRE

Généralités

Pourvues de chlorophylle, associée ou non à d'autres pigments, les algues ont besoin de lumière pour pouvoir assimiler, par photosynthèse, le gaz carbonique dissous dans l'eau. Aussi l'intensité lumineuse aux différentes profondeurs, et peut-être aussi la nature des radiations qu'elles reçoivent, jouent-elles un rôle important dans leur répartition.

On sait depuis longtemps que l'eau de mer, bien que transparente, n'est pas un milieu optiquement vide, aussi l'intensité lumineuse diminue-t-elle progressivement à mesure que l'on s'enfonce en profondeur. De plus, les différentes radiations du spectre sont diversement absorbées par l'eau de mer. Les radiations les plus réfrangibles disparaissent les premières.

Avant d'examiner l'action biologique des variations quantitatives et qualitatives de la lumière sur les algues et sur leur répartition, il est nécessaire de rappeler ici ce que les physiciens et les océanographes nous apprennent de ces variations.

Variations quantitatives de l'intensité lumineuse

Il y a lieu de considérer d'une part les variations d'intensité en fonction de la profondeur et, d'autre part, les variations de la durée d'éclairement en fonction de ce même facteur.

a) *Variations de l'intensité lumineuse en fonction de la profondeur*

Les variations de l'intensité lumineuse en fonction de la profondeur ont été l'objet de nombreuses recherches. Après celles du capitaine de vaisseau Bérard, faites dans le Pacifique, à bord du *Rhin* (1845), et qui ont été exposées par Arago, et celles du P. Secchi et du Command. Cialdi, exécutées en 1865, au large de Civita-Vec-

Source MNHN, Paris

chia, à bord de l'*Immacolata Concezione*, de la marine pontificale, il y a lieu de citer celles de FOREL, de H. FOL et SARASIN, de REGNARD, etc... Ces auteurs ont employé différentes méthodes pour mesurer ou apprécier la pénétration de la lumière et la diminution progressive de son intensité en fonction de la profondeur : disque de SECCHI, plaque photographique, cellule photo-électrique, quantité d'acide chlorhydrique formé dans un mélange à parties égales d'hydrogène et de chlore, etc...

La question a été reprise plus récemment par divers auteurs. En 1922, SHELFORD et GAIL ont étudié la pénétration de la lumière dans l'eau de mer sur les côtes pacifiques des Etats-Unis, au Puget-Sound, à l'aide d'une cellule photo-électrique de KUNZ. Ils ont reconnu que, par temps clair et par mer calme, entre 10 heures du matin et 2 heures de l'après-midi, 25 % environ de la lumière solaire est refléchie à la surface de l'eau et n'y pénètre pas. Par mauvais temps, la quantité de lumière ne pénétrant pas dans l'eau peut atteindre 60 à 70 % et même plus.

En réalité, d'après POOLE et ATKINS (1926), les chiffres obtenus par SHELFORD et GAIL seraient trop faibles pour les mesures faites en surface. Cela tiendrait à la construction de l'appareil, la surface de la cellule photo-électrique exposée à la lumière étant sphérique et pouvant, près de la surface, fonctionner comme une lentille divergente à court foyer. Avec un appareil modifié, POOLE et ATKINS ont observé que la perte de lumière, par réflexion à la surface de l'eau, variait de 5 à 30 % selon l'état de la mer.

Néanmoins, par une méthode différente (emploi de plaques photographiques panchromatiques), A.-B. KLUGH (1925) a constaté une absorption de la lumière encore plus grande que celle indiquée par SHELFORD et GAIL. Ses expériences ont été faites à Saint-Andrews, dans la baie de Fundy (Canada).

KLUGH a constaté que, par temps clair ensoleillé et par mer calme, la quantité de lumière à 2 centimètres de profondeur n'est que de 77 % de ce qu'elle est dans l'air, ce qui correspond bien aux indications de SHELFORD et de GAIL. Mais à 10 mètres de profondeur, elle ne serait plus que de 1,5 % de ce qu'elle est à 2 centimètres de profondeur, c'est-à-dire dix fois moins forte que ne l'indiquent SHELFORD et GAIL.

La présence de matières en suspension, bien que non signalée par l'auteur, est peut-être la cause des différences existant entre les résultats obtenus par KLUGH et ceux de SHELFORD et GAIL.

Le tableau suivant (Tableau II) indique, d'après SHELFORD et GAIL, la quantité de lumière parvenant aux différentes profondeurs.

Source MNHN, Paris

TABLEAU II

Éclairement aux différentes profondeurs

(D'après SHELFORD et GAIL *in* ATKINS, 1926)

PROFONDEUR	ECLAIREMENT EN BOUGIES-METRES (moyenne de tous les resultats)	0.0	0/0
Air	93,100	100	132
0	70,500	75,7	100
10	8,930	9,6	12,7
25	3,605	4,0	5,1
35	2,217	2,4	3,1
50	1,388	1,5	2,0
75	0,796	0,88	1,1
100	0,408	0,44	0,58
120	0,150	0,16	0,21

Ces chiffres montrent la diminution rapide de l'éclairement avec la profondeur; c'est ainsi qu'à 10 mètres de profondeur, l'éclairement n'est plus que le dixième environ de ce qu'il est à la surface.

Bien entendu, ces chiffres ne sont exacts que pour les régions où les mesures ont été effectuées; pour d'autres régions, ils n'ont qu'une valeur relative; il est possible, en effet, que la diminution de l'intensité lumineuse soit moindre en Méditerranée qu'au Puget-Sound ou à Plymouth, par suite de la teneur moindre de matières en suspension (matières inertes et plankton), qui peuvent faire varier dans de grandes proportions la quantité de lumière absorbée à une profondeur déterminée. Il y a lieu de noter également que les matières minérales en suspension absorbent la lumière non sélectivement, c'est-à-dire que toutes les radiations sont absorbées d'une manière égale.

D'autre part, les particules en suspension diffusent la lumière incidente et produisent un éclairement général diffus de l'eau de la mer. Le plancton, souvent coloré, ajoute une absorption sélective propre qui modifie la coloration de l'eau.

En résumé, l'intensité lumineuse dans la mer est non seulement inversement proportionnelle à la profondeur, mais varie aussi avec l'intensité de la lumière incidente, et, par conséquent, dans les régions où l'insolation est forte comme dans la Méditerranée, l'éclairement est plus intense, à profondeur égale, que dans les régions moins isolées, celles, par exemple, où la nébulosité est élevée. Elle varie également avec l'état plus ou moins agité de la surface de l'eau et la quantité de matières en suspension.

Source MNHN, Paris

b) *Variations de la durée de l'éclairement*

De même que l'intensité lumineuse, la durée de l'éclairement est plus faible dans l'eau que dans l'air. Ce fait s'explique facilement : vers le lever et le coucher du soleil, lorsque celui-ci est très bas sur l'horizon, ses rayons subissent une réflexion à la surface de l'eau, d'autant plus grande que le soleil est moins élevé au-dessus de l'horizon. De plus, l'intensité lumineuse variant avec la hauteur du soleil au-dessus de l'horizon, la durée de l'éclairement varie avec la profondeur, la lumière ne pénétrant à une profondeur donnée que lorsque celle-ci est assez intense pour que ses rayons ne soient pas tous absorbés. C'est ce que montrent nettement les expériences de REGNARD (1891, p. 203), effectuées en rade de Funchal (Madère), en mars 1889, à l'aide d'un appareil constitué d'un cylindre enregistreur recouvert d'une feuille de papier sensible et renfermé dans un cylindre métallique étanche, pourvu d'une fente étroite devant laquelle tourne le cylindre enregistreur. Deux appareils identiques fonctionnent simultanément, l'un à bord, l'autre immergé à une profondeur déterminée.

Par cette méthode, REGNARD a pu constater que la durée du jour oui, dans l'atmosphère, était de 11 h. 1/2 à 12 heures, était réduite à 8 heures à 20 mètres de profondeur, et à 5 heures à 30 mètres; enfin, à 40 mètres, le papier sensible ne présentait qu'un léger voile vers 1 heure de l'après-midi, indiquant un éclairement très faible et qui n'avait duré que 10 minutes environ.

VARIATIONS QUALITATIVES DE LA LUMIÈRE EN FONCTION DE LA PROFONDEUR

Outre la diminution quantitative de l'intensité lumineuse en profondeur, la lumière, à mesure qu'elle pénètre dans l'eau, subit également des modifications dans sa composition spectrale.

Toutes les radiations lumineuses, de l'infra-rouge à l'ultra-violet, qui composent le spectre solaire, ne sont pas absorbées également par l'eau. Les rayons à plus grande longueur d'onde (rouge, orange et jaune) sont très rapidement absorbés, alors que les rayons bleus et violets, dont la longueur d'onde est plus faible, pénètrent plus profondément. Les deux tableaux ci-joints (Tableaux III et IV), empruntés à K. GREIN (1913-1914), mettent bien en évidence la différence d'absorption des divers rayons du spectre.

Source MNHN, Paris

TABLEAU III

Diminution de l'intensité lumineuse avec la profondeur

Exprimée en millième de l'intensité qui persiste après la traversée d'une couche de 1 mètre

(D'après K. GREIN)

Profondeur (en mètres)	Rouge	Orangé-jaune	Vert	Bleu-vert	Bleu	Bleu-violet
1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
5	3,7	2,5	250	250	450	866
10	2,7	2,	166	166	437	800
20	0,03	1,2	5,8	21	277	666
50	0,0021	0,032	2,2	2,5	201	200
75	—	0,008	0,75	2,2	25,6	100
100	—	0,001	0,03	0,033	5,5	10
200	—	—	0,004	0,01	0,04	1

TABLEAU IV

Proportion des diverses radiations spectrales aux différentes profondeurs

L'intensité de la lumière *totale* parvenue à chaque profondeur étant 1.000

(D'après K. GREIN)

Profondeur (en mètres)	Rouge	Orangé-jaune	Vert	Bleu-vert	Bleu	Bleu-violet
1	96,7	165,7	165,7	156,7	198,9	207,3
5	0,98	1,18	117,3	117,3	254	508,8
10	0,34	1,06	89,64	89,64	282,2	537,1
20	0,018	1,05	4,68	17,26	279,71	697,2
50	0,0025	0,069	4,73	5,04	486	504
75	—	0,054	4,53	14,2	193,6	787,5
100	—	0,0052	1,56	1,73	347,2	650,8
200	—	—	3,18	8,06	37,16	952

ACTION BIOLOGIQUE DE LA LUMIÈRE SUR LA RÉPARTITION DES ALGUES

Limite inférieure de la végétation marine

L'un des effets les plus importants de l'action de la lumière sur

Source MNHN Paris

les algues réside dans la limitation en profondeur de la végétation marine, qui n'occupe qu'une étroite bordure autour des continents et des îles, limitée à une profondeur relativement faible par rapport à celle qu'atteignent les océans.

Cette limite de la végétation est d'ailleurs très variable selon les régions considérées, car d'autres facteurs que la lumière entrent en jeu pour faire varier cette limite.

On admet généralement qu'une profondeur de 200 mètres marque la limite extrême atteinte par les végétaux photosynthétiques; à cette profondeur, en effet, l'éclairement est extrêmement faible.

Cette limite ne semble d'ailleurs être atteinte qu'exceptionnellement. C'est le cas, par exemple, aux Baléares, où la flore de profondeur a été soigneusement étudiée par RODRIGUEZ (1889), qui a montré qu'au delà de 100 mètres se rencontrait une végétation exceptionnellement développée et représentée par de nombreuses espèces, dont certaines se rencontrent jusqu'à 180 mètres : *Halymenia balearica* Rodriguez msc., *Fauchea repens* Mont., *Lomentaria linearis* (cf. SAUVAGEAU, 1912, p. 177).

La limite de la végétation est plus faible dans le golfe de Naples, où, près de Capri, les algues descendent jusqu'à 120-130 mètres (FALKENBERG, BERTHOLD).

Dans le golfe de Quarnero, au nord de l'Adriatique, LORENZ fixe la limite de la végétation algale à 60-70 mètres. Cette limite semble, en général, plus faible dans les mers boréales. C'est ainsi que, dans la Manche, d'après G. HAMEL (1923), on ne trouve plus, au-dessous de 35 mètres, que quelques rares Mélobésiées qui disparaissent vers 45 mètres.

D'après les recherches de KJELLMAN, ROSENVINGE, BØRGESEN, etc., il semble que, sur les côtes scandinaves, au Groenland et aux Fœroé, la limite de la végétation soit généralement comprise entre 40 et 60 mètres (1).

La limite inférieure de la végétation ne paraît d'ailleurs pas être beaucoup plus grande dans les régions tropicales soumises à un éclairement intense, et où les eaux sont très transparentes. C'est ainsi qu'aux Dry-Tortugas, à l'extrémité de la Floride, les algues descendent, d'après R. TAYLOR (1928), jusqu'à une centaine de mètres.

A Banyuls, la limite inférieure de la végétation est beaucoup moins profonde. On peut la situer à environ une quarantaine de mètres de profondeur au maximum.

(1) Cependant, au Spitzberg, KJELLMAN aurait dragué le *Ptilota pectinata* par 270 mètres de profondeur. Ce qui paraît bien surprenant et mériterait d'être confirmé par de nouvelles récoltes. Il s'agit sans doute d'un individu détaché de son substratum et entraîné en profondeur (cf. T. GISLEN, 1930, I, p. 117).

Source : MNHN, Paris

La cause de cette limite relativement élevée n'est pas, semble-t-il, à rechercher dans des conditions défavorables d'éclairement, l'eau de la mer à Banyuls étant relativement limpide et transparente, mais dans la nature physique des fonds. Quarante mètres marquent en effet la limite supérieure de la vase infralittorale qui, à Banyuls, est entièrement dépourvue de végétation.

Algues photophiles et algues sciaphiles

La simple observation montre que les diverses espèces d'algues se comportent d'une manière très différente vis-à-vis de la lumière. Certaines semblent supporter indifféremment une forte intensité lumineuse ou un éclairement faible, mais la plupart sont localisées soit dans les stations bien éclairées, soit dans les stations ombragées. Il y a donc lieu de diviser les algues en espèces photophiles et en espèces sciaphiles.

Ces dernières ne se rencontrent que dans les stations obscures (surplombs, grottes) situées près du niveau, ou bien elles constituent une strate inférieure à l'abri d'algues de plus grande taille (*Cystoseira* en général) formant écran au-dessus d'elles. Ces algues sciaphiles composent enfin la végétation de profondeur. Mais dans ce cas, un autre facteur intervient, c'est la nature des radiations lumineuses. FUNK, en effet, distingue d'une part : les algues vivant en « lumière blanche », c'est-à-dire près du niveau, et, d'autre part, celles vivant en « lumière bleue ». Dans ces deux catégories, il reconnaît des espèces exposées à la lumière directe du soleil et d'autres ne recevant que de la lumière diffuse.

Mais la nature des radiations lumineuses a-t-elle une si grande importance sur la répartition des algues ? Le fait n'est pas démontré, et la localisation d'une espèce à une profondeur donnée n'est pas absolue. Certaines espèces, souvent considérées comme vivant exclusivement à une grande profondeur, peuvent, dans certaines stations (grottes, surplombs très ombragés), se rencontrer près du niveau.

Il est probable que la localisation de beaucoup d'espèces en profondeur doit, pour une bonne part, être attribuée à d'autres causes qu'à une intolérance pour les radiations lumineuses peu pénétrantes. En particulier, le fait que les variations de température sont très atténuées en profondeur permet de supposer que la localisation de ces espèces de profondeur est due à leur sténothermie.

La majorité des algues supportent généralement mal une lumière trop intense. C'est sans doute à ce fait qu'il faut attribuer la raréfaction de la flore des rochers de l'étage littoral et infralittoral supérieur, en

Source MNHN, Paris

été, dans la Méditerranée, la flore de ces étages étant constituée surtout par des espèces à développement hivernal ou vernal.

A une certaine profondeur, c'est le contraire, la végétation est beaucoup plus développée en été qu'en hiver, époque à laquelle règne un éclairement trop faible en profondeur.

Adaptation des algues aux différents éclairements

D'une manière générale, les algues marines résistent mal à un éclairement trop intense, et l'on a décrit divers dispositifs considérés comme des adaptations contre l'influence néfaste de la lumière trop vive.

Le rôle de ces adaptations n'est d'ailleurs pas prouvé et semble même, dans beaucoup de cas, très douteux.

On considère généralement que les épiphytes peuvent jouer un rôle protecteur pour les algues qu'ils recouvrent. Ce serait le cas, en particulier, pour les épiphytes qui se fixent sur le *Digenea simplex* et l'*Halopitys incurvus*, et qui les masquent souvent complètement, ce qui leur permettrait de se développer dans des stations fortement éclairées.

De nombreuses Floridées portent des poils hyalins unicellulaires (Rosenvinge, 1911), dont l'abondance varie selon l'âge des individus et les stations où ils vivent. Berthold (1882, p. 419) avait admis que ces poils jouaient un rôle dans la protection de la plante contre une lumière trop intense. Aucun fait ne permet de confirmer cette hypothèse, et il est plus vraisemblable de supposer, avec Kylin, que ces poils constituent des organes d'absorption des substances nutritives dissoutes dans l'eau.

L'Iridescence

Certaines algues présentent, par réflexion et sous certaines incidences, des colorations vives de teinte variable, bleu intense, violette, parfois dorée.

Le vif éclat et les teintes changeantes de ces couleurs d'iridescence rappellent parfois celles que présentent les écailles de certains papillons exotiques (*Morpho*). Mangenot (1933) les compare aux irisations tégumentaires de certains poissons produites par des cristaux de guanine, auxquels Pouchet a donné le nom de corps irisants. L'iridescence serait due à la structure lamelleuse de ces corps, génératrice de couleurs par interférence.

Source MNHN Paris

Les corps irisants se rencontrent chez des Chlorophycées (*Bryopsis*, *Derbesia*), des Phéophycées (*Cystoseira*, *Zonaria*, *Dictyota*), et chez de nombreuses Floridées.

Chez les Chlorophycées, il s'agit d'inclusions vacuolaires. Chez les Phéophycées, les corps irisants sont constitués par des corpuscules de nature sans doute protéique, inclus dans le cytoplasme et distincts à la fois du vacuome et des physodes. CHADEFAUD (1935, p. 231), qui les a particulièrement étudiés, les compare aux « oléocorps » ou « élaioplastes » des Hépatiques.

Les corps irisants des Floridées ont déjà été étudiés par de nombreux auteurs : KNY (1870), BERTHOLD (1882), SVEDELIUS (1909), VON FABER (1913), et plus récemment par MANGENOT (1933) et P. DANGEARD (1933).

Ces corps irisants sont très variables selon les espèces. D'après leur structure et leur nature chimique, on peut en distinguer quatre types.

I. — Type *Callithamnion*.

J'ai particulièrement étudié ce type de corps irisant chez le *Callithamnion caudatum*, dont OLLIVIER (1929, p. 154) a déjà signalé l'« iridescence violacée très particulière, comme si la touffe venait d'être plongée dans le pétrole ». Mes échantillons de cette espèce ont été récoltés à Banyuls, en juin 1933, près du niveau de l'eau, sur les rochers toujours à l'ombre de la grotte du Troc.

Une cellule de la fronde (fig. 2) montre un cytoplasme pariétal assez mince, dépourvu d'amidon et de cristalloïde protéique, renfermant de nombreux chromatophores rouge foncé, de forme irrégulière et généralement allongés parallèlement à l'axe longitudinal de la cellule. Il existe un seul noyau pourvu d'un nucléole facilement observable sur le vivant, et situé pariétalement dans la partie médiane de la cellule. La partie centrale de la cellule est occupée par une grande vacuole souvent divisée en deux par un trabécule cytoplasmique au niveau du noyau.

C'est dans cette vacuole que se trouvent les corps irisants. Ceux-ci sont le plus souvent au nombre de deux, situés de part et d'autre du centre de la cellule et occupant toute la longueur de la vacuole. D'autres corps plus petits peuvent se rencontrer, irrégulièrement répartis dans la vacuole, mais situés surtout vers les extrémités de la cellule, à la périphérie de la vacuole et en contact avec l'enveloppe cytoplasmique de celle-ci.

A l'examen direct, les corps irisants se présentent comme des corps sphériques, à structure homogène finement granuleuse, de cou-

Source MNHN Paris

leur jaunâtre pâle. Examinés sur fond noir, en lumière réfléchie, ces corps présentent une forte iridescence bleu vert très intense. Les chromatophores fortement colorés en rouge par le phycoérythrine, qui forment écran au-dessus des corps irisants, donnent à l'iridescence de la plante une teinte violette.

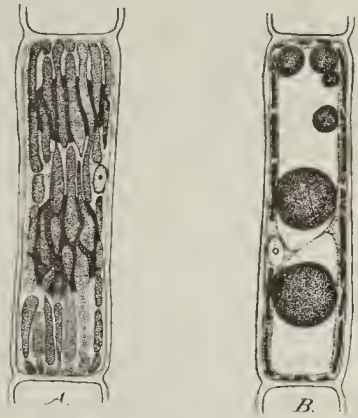


Fig. 2. — Corps irisants du *Callithamnion caudatum* : *A*, cellule de la fronde montrant les plastes pariétaux sous lesquels on distingue deux corps irisants × 525. *B*, coupe optique d'une cellule analogue montrant la situation intravacuolaire des corps irisants × 525.

Le bleu de crésyle, en coloration vitale, colore rapidement et intensément les corps irisants en bleu, alors que la vacuole centrale prend une coloration violette plus claire. Le rouge neutre colore également les corps irisants en rouge. Ils ne réduisent pas l'acide osmique; ils sont insolubles dans l'alcool à 95°. Le sulfate ferreux et le bichromate de potassium les coagulent sans les colorer. Par la solution iodo-iodurée, ils prennent une coloration brun clair et présentent un aspect granuleux. Ils se colorent par l'éosine, le vert lumière et l'acide picrique. Enfin, ils présentent la réaction xanthoprotéique, et le réactif de Millon les colore en rouge. Je n'ai pas réussi à obtenir la réaction du biuret sur des échantillons conservés dans l'eau de mer formolée.

Cet ensemble de réactions montre que ces corps irisants sont vraisemblablement constitués par des protides.

La vanilline chlorhydrique, après un contact d'une nuit, leur communique un aspect granuleux et une coloration violette très pâle.

Source MNHN, Paris

Par sa lenteur et la faible intensité de la teinte violette obtenue, cette réaction est bien différente de celle produite par la phloroglucine (et les corps phénoliques en général), où la coloration est rapide et intense. Dans le cas présent, il semble qu'il faille l'attribuer à l'existence du tryptophane dans la molécule protéique du corps irisant.

Au moment de la mort de la cellule, on observe une coloration rose presque instantanée du suc vacuolaire, par suite de la diffusion de la phycoérythrine des chromatophores. Les corps irisants ne se colorent pas, mais ils semblent augmenter légèrement de volume et souvent se déplacent dans la vacuole d'une extrémité à l'autre de celle-ci.

Les corps irisants se rencontrent dans presque toutes les cellules du *Callithamnion caudatum*, à l'exception des rhizoïdes, qui cortiquent les filaments inférieurs de la fronde, des tétrasporanges et de leurs cellules mères. Ils font également défaut dans les cellules terminales des rameaux en voie de croissance, qui ne possèdent comme éléments colorables vitalement par le bleu de crésyle que de nombreuses petites vacuoles colorées en violet. Les corps irisants apparaissent seulement dans la troisième ou quatrième cellule des rameaux. D'abord de petite taille, ils croissent avec la cellule.

Des corps irisants analogues se rencontrent chez une autre espèce de *Callithamnion* méditerranéen : *Callithamnion granulatum*, dont OLLIVIER (1929) et moi (1931) avons déjà signalé l'iridescence et dont les corps irisants ont été étudiés par MANGENOT (1933).

Cette algue est moins favorable que le *C. caudatum* à l'étude des corps irisants, car ils sont généralement plus nombreux dans chaque cellule. En juin et juillet, à Banyuls, on rencontre souvent des *Callithamnion granulatum*, qui présentent à l'extrémité de leurs rameaux des ramules de couleur blanchâtre à peine iridescents; les cellules de ces ramules sont bourrées de corps irisants présentant les mêmes réactions chimiques que ceux du *Callithamnion caudatum*, mais leur abondance dans les cellules ne permet pas de se rendre compte nettement de leur situation dans la cellule, qu'ils paraissent remplir complètement.

Enfin, MANGENOT (1933) a également observé chez le *Callithamnion tetragonum* des corps iridescents qui semblent analogues aux précédents.

J'ai observé des corps irisants du même type chez un *Seirospora* que je rapporte au *Seirospora Griffithsiana*. Ce *Seirospora* avait été dragué le 28 juin 1934 par 25-28 mètres de fond, au cap Béar. Les cellules de cette algue présentent la même structure que celles du *Callithamnion caudatum*. Les chromatophores sont seulement plus

Source MNHN, Paris

petits, plus courts, de forme ovale et de couleur plus pâle. Le cytoplasme renferme en outre de nombreux petits grains d'amidon floridéen. Toutes les cellules de la fronde, sauf les rhizoïdes cortiquants de la base, les tétrasporanges et leurs cellules mères et les cellules des extrémités des rameaux contiennent des corps irisants.

Ces corps présentent le même aspect et les mêmes réactions colorantes et microchimiques que ceux du *Callithamnion caudatum*, mais dans les rameaux principaux, il n'y a généralement qu'un seul corps irisant de grande taille, parfois sphérique et situé vers l'une des extrémités de la vacuole centrale de la cellule. Très souvent aussi, le corps irisant présente une forme allongée, irrégulière, ayant l'aspect d'un boudin parfois mamelonné et situé dans la vacuole, dans l'axe longitudinal de la cellule. Il paraît résulter de la fusion de plusieurs sphéroïdes plus petits (fig. 4, *B*).

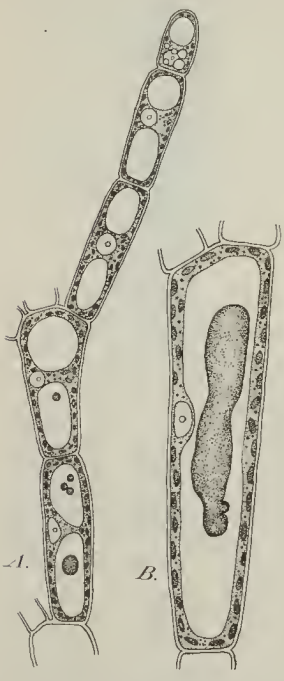


Fig. 3. — Corps irisants du *Seirospora Griffithsiana* : *A*, extrémité d'un rameau montrant l'apparition des corps irisants dans les vacuoles × 525; *B*, cellule d'une partie âgée de la fronde. Le corps irisant formé par la confluence de plusieurs sphéroïdes forme un boudin allongé dans la vacuole × 525.

Dans les rameaux en voie de croissance, on assiste à la formation des corps irisants (fig. 4, *A*) ; la cellule terminale des rameaux présente à son sommet une vacuole assez grosse, et dans sa partie proximale se trouve le noyau entouré de plusieurs vacuoles plus petites. Ces vacuoles sont colorées en violet par le bleu de crésyle et présentent alors une coloration beaucoup plus intense que celle des cellules des parties adultes, mais elles ne contiennent aucun corps iridescent.

Dans les cellules situées au-dessous, on observe deux grandes vacuoles situées de part et d'autre du noyau qui

Source : MNHN, Paris

occupe le centre de la cellule. Par suite de l'accroissement du volume des vacuoles, le noyau est ensuite repoussé vers la périphérie de la cellule et devient pariétal. C'est à ce moment qu'apparaissent les corps irisants sous forme de petites sphères situées dans les vacuoles; ils augmentent de taille au fur et à mesure que la cellule grandit.

Cette situation intravacuolaire, très nette chez le *Seirospora*, est beaucoup moins évidente chez les *Callithamnion*.

Chez le C. *caudatum*, en particulier, les corps irisants sont toujours en contact avec la face interne du cytoplasme. Il est donc possible qu'ils se forment d'abord dans le cytoplasme et que, lorsqu'ils paraissent situés dans la vacuole, ils restent encore entourés d'une mince pellicule cytoplasmique. Néanmoins, le fait qu'au moment de la mort de la cellule j'ai pu observer des déplacements de ces corps irisants d'une extrémité à l'autre de la vacuole permet de supposer qu'ils sont bien réellement situés dans la vacuole, au moins lorsqu'ils ont acquis une grande dimension.

On peut peut-être rapprocher des corps irisants des *Callithamnion* et des *Seirospora* ceux décrits par SVEDELIUS (1909) chez le *Nitophyllum tongatense* Grunow, et par VON FABER (1913) chez le *Taenioma*.

En résumé, les corps irisants du type *Callithamnion*, ceux du C. *caudatum* étant pris comme exemple, sont constitués par des masses sphériques ou de forme irrégulière, qui semblent composées de protides et vraisemblablement situées dans les vacuoles.

Ils constituent en somme des sphéroïdes vacuolaires comparables, jusqu'à un certain point, à ceux décrits par CHADEFAUD (1935, p. 104) chez de nombreuses Chlorophycées. Ils s'en rapprochent par leur aspect, leur situation dans la cellule et leur composition chimique, mais s'en distinguent par leur pouvoir irisant et leur labilité beaucoup moins grande. Cette analogie des corps irisants des *Callithamnion* avec les sphéroïdes vacuolaires des Chlorophycées avait d'ailleurs déjà été signalée par CHADEFAUD (loc. cit., p. 113).

II. — Type *Laurencia*.

L'iridescence des *Laurencia* a déjà été signalée par divers auteurs, mais la nature de leurs corps irisants n'a pas encore été étudiée en détail.

MANGENOT (1933) a observé chez le *Laurencia pinnatifida*, dont la fronde présentait des irisations argentées, des corps irisants très semblables, dit-il, à ceux du *Callithamnion granulatum*, mais il ne les décrit pas et n'indique pas avoir effectué sur eux des réactions microchimiques.

Source MNHN, Paris

Peu après, P. DANGEARD, dans son *Traité d'Algologie*, signale en quelques mots que les corps irisants des *Laurencia* sont de nature phénolique.

J'ai récolté en mai-juin 1934 et 1935, à Castiglione (Algérie), vivant sur les rochers au niveau de l'eau, un petit *Laurencia* que je crois pouvoir rapporter au *Laurencia paniculata*.

Ce *Laurencia* présentait sur ses rameaux de petites taches iridescentes d'un beau vert brillant, tranchant nettement sur la pourpre sombre du reste de la fronde.

L'examen microscopique montre que ces taches iridescentes sont dues à la présence de corps irisants dans certaines cellules de l'assise corticale externe, groupées en plages irrégulières (fig. 4).

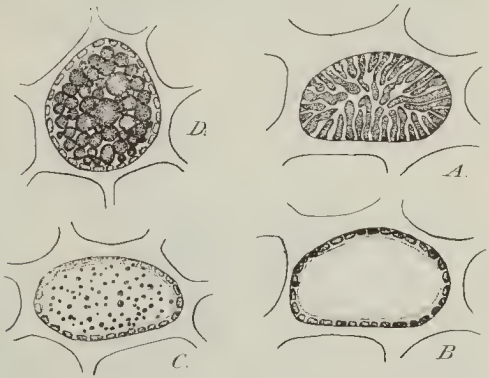


Fig. 4. — Cellules externes de *Laurencia paniculata* J. Ag. *A* et *B*, cellule non iridescente; en *A*, mise au point à la surface supérieure, pour montrer la disposition des plastes, en *B*, coupe optique montrant la grande vacuole centrale. *C*, cellule dont la vacuole renferme de nombreux petits corpuscules sphériques colorés par le bleu de crésyle. *D*, cellule iridescente renfermant de nombreux corps irisants. *A*, *B*, *C*, *D* × 700.

Ces cellules iridescentes ont extérieurement à peu près la même forme que les cellules non iridescentes, elles sont toutefois généralement un peu plus petites et apparaissent, en coupe transversale, plus allongées radialement et à paroi externe plus bombée faisant ainsi légèrement saillie à la surface de la fronde.

Vue par sa face externe, une cellule corticale non iridescente du *Laurencia paniculata* montre une couche relativement mince, le cytoplasme pariétal entourant une grande vacuole centrale colorable vita-

Source MNHN, Paris

lement en violet par le bleu de crésyle. Dans le cytoplasme pariétal se trouvent des chromatophores colorés en rouge, en forme de bandelettes irrégulières, qui convergent vers le centre de la partie supérieure de la cellule.

Dans les cellules non iridescentes, le liquide vacuolaire paraît homogène et dépourvu de granulations. Dans certains cas, toutefois, la grande vacuole centrale, colorée en violet par le bleu de crésyle, montre de nombreux granules teints en bleu foncé par le même colorant, et des granules sphériques plus gros que les précédents et immobiles.

Dans les cellules des territoires iridescents, toute la partie centrale de la cellule est remplie de corps sphériques parfois plus ou moins confluents entre eux en une masse unique de couleur jaune orangée et se colorant en bleu par le bleu de crésyle. Il semble bien que ces corps irisants soient situés dans la vacuole centrale, dont ils occupent toute la cavité; en tous cas, il n'est pas possible de distinguer de suc vacuolaire violet dans lequel baigneraient ces corps irisants. L'aspect des cellules remplies de corps irisants est assez semblable à celles des *Callithamnion* lorsque leurs corps irisants remplissent complètement la vacuole.

Il est possible que ces corps irisants dérivent, comme l'a montré MANGENOT (loc. cit.) dans le cas du *Chondria caerulescens*, des petites sphères colorées en bleu par le bleu de crésyle existant dans la vacuole de certaines cellules non iridescentes, mais je n'ai pas vu de stades intermédiaires assez nets pour pouvoir être affirmatif. Peut-être ces petites sphères sont-elles plutôt des précipités vacuolaires dus à la floculation, par le bleu de crésyle, des colloïdes du suc vacuolaire.

Les caractères microchimiques et de coloration des corps irisants du *Laurencia paniculata* montrent qu'ils sont bien différents chimiquement de ceux des *Callithamnion*.

Le bleu de crésyle et le rouge neutre les colorent respectivement en bleu et en rouge. Ils sont solubles dans l'alcool à 95°. Ils réduisent l'acide osmique en prenant une teinte noir brunâtre. La solution iodo-iodurée les colore en brun clair. Le sulfate ferreux leur communique une coloration rouge violacé foncé et le bichromate de potassium une couleur jaunâtre. Enfin, ils prennent par la vanilline chlorhydrique une coloration bleu violacé foncé très intense.

L'ensemble de ces réactions montre que ces corps irisants ne sont pas formés de protides comme ceux des *Callithamnion*, mais de tannoïdes. C'est ce qu'avait déjà reconnu P. DANGEARD pour les corps irisants d'un *Laurencia* indéterminé. D'après la description et les figures publiées par MANGENOT (1933) des corps irisants du *Chondria*

Source MNHN, Paris

caerulescens (Crouan) Falk. Il semble que ces corps soient analogues à ceux du *Laurencia paniculata*, que j'ai étudiés.

Il en est de même sans doute des corps irisants du *Laurencia pinnatifida* signalés par MANGENOT. Je les ai également observés à Banyuls, chez un *Laurencia pinnatifida* présentant une iridescence blanc violacé. Leur aspect rappelle tout à fait ceux du *Laurencia paniculata* de Castiglione; ils fixent le bleu de crésyle, qui les colore en bleu. Malheureusement, je n'ai pas eu le loisir d'essayer d'autres réactions.

III. — Type *Gastroclonium*.

Ce type de corps irisant a été étudié par MANGENOT (1933), chez le *Gastroclonium clavatum* (Roth) Ardiss. (= *Chylocladia clavata* Bliding), espèce fréquente en Méditerranée, au printemps, et présentant une belle iridescence de teinte variable, souvent vert doré. Je n'ai rien à ajouter aux observations de MANGENOT. Il décrit ces corps irisants comme formant « un rideau ou écran superficiel et continu, localisé, semble-t-il, directement sous la paroi et recouvrant ainsi le corps protoplasmique depuis l'extrémité distale de la cellule jusqu'au tiers ou à la moitié de celle-ci ».

Chez les algues captives, ces écrans, très fragiles, acquièrent un aspect ridé, fibrilleux. Ils ne fixent, semble-t-il, ni le rouge neutre ni le bleu de crésyle. L'interprétation de ces corps irisants, très particuliers, est encore réservée.

Chez le *Chylocladia Kaliformis* (Good. et Wood.) Grev., MANGENOT (loc. cit.) a également observé des corps irisants qui se rapprochent de ceux du *Gastroclonium clavatum* par leur non colorabilité par le bleu de crésyle, mais s'en distinguent, très nettement, par leur situation intra-vacuolaire. Ils mériteraient de nouvelles recherches.

Alors que tous les autres corps irisants des Floridées sont incolores ou légèrement jaunâtre en lumière transmise, ceux des Champiacées (*Gastrolonium* et *Chylocladia*) sont brillamment colorés. Chez des *Chylocladia squarrosa* (Kütz.) Le Jolis, présentant une belle iridescence mordorée, les corps irisants qui ressemblent à ceux décrits par MANGENOT chez le *Chylocladia Kaliformis* sont d'un bleu vert au centre et d'un beau rose vif à la périphérie.

IV. — Type *Ochtodes*.

L'*Ochtodes secundiramea* (Montagne) Howe (*O. filiformis* J. Ag., *Acanthococcus adelphinus* Mont.) est une petite Rhodophycée de la famille des Rhizophyllidacées, assez commune aux Antilles, au

Source MNHN, Paris

niveau des basses mers, sur les rochers fortement battus dans les stations ombragées. Par son aspect extérieur, cette algue rappelle un peu le *Sphaerococcus coronopifolius* de nos côtes européennes. Ainsi que l'a signalé HOWE (1920, p. 583), elle est généralement iridescente. Je l'ai observée en mars et avril 1936, dans diverses localités de la Guadeloupe (Antilles françaises), où sa belle iridescence violacée avait attiré mon attention.

Examinée en lumière réfléchie, à un faible grossissement, la surface de l'algue vivante paraît ponctuée de petits points brillants, fortement iridescents, se détachant nettement sur le fond rouge sombre de l'algue.

En coupe transversale, on constate que les cellules iridescentes sont constituées par des cellules spéciales plus grosses que les cellules du cortex qui les entoure et allongées radialement. Elles présentent un contenu homogène réfringent et iridescent dont je n'ai pu malheureusement rechercher la nature.

Il s'agit en somme de cellules sécrétrices particulières (Drusenzellen), comparables par leur situation et leur forme à celles décrites chez diverses Floridées, en particulier chez les *Schizymenia*. Des cellules sécrétrices analogues se retrouvent aussi chez les Rhizophyllidacées méditerranéennes (*Rhizophyllis Squamariae* et *R. Codii*), mais chez ces deux espèces leur contenu, vraisemblablement lipoïdique, n'est pas iridescent.

La présence de cellules sécrétrices particulières chez l'*Ochtodes secundiramea* n'avait pas encore été signalée, à ma connaissance. J. AGARDH, qui a publié une étude anatomique de cette espèce (Florideernes Morphologi, 1879, tab. XXI, fig. 1-8), ne les figure pas.

L'*Ochtodes secundiramea* est jusqu'ici la seule Rhodophycée iridescente dont les corps irisants soient localisés dans des cellules particulières spécialisées.

Les caractères des quatre types de corps irisants connus jusqu'ici chez les Rhodophycées peuvent se résumer ainsi :

Type *Callithamnion* : Corps irisants intra-vacuolaires, de nature vraisemblablement protéique, situés dans des cellules non différenciées.

Type *Laurencia* : Corps irisants vraisemblablement intra-vacuolaires, de nature tannoïdique, situés dans des cellules non différenciées.

Type *Gastroclonium* : Corps irisants de nature non définie, formant un écran mince sous la membrane de cellules non différenciées.

Source MNHN, Paris

Type *Ochtodes* : Corps irisants de nature non définie, localisés dans des cellules sécrétrices spéciales.

OLTMANNS avait admis que l'iridescence constituait un mode de protection contre la trop forte intensité lumineuse, et comme un moyen d'éliminer les radiations nocives à la vie de la cellule.

Il ne semble pas que ce rôle soit très efficace, ainsi que l'ont remarqué SAUVAGEAU (1911) et OLLIVIER (1929).

Beaucoup de Floridées iridescentes (*Callithamnion caudatum*, *Ochtodes secundiramea* par exemple) sont des espèces sciaphiles vivant dans les grottes ou sous les surplombs jamais exposés à la lumière directe. Enfin, j'ai observé, à Banyuls, chez un *Seirospora Griffithsiana* dragué par 25 mètres, au cap Béar, des inclusions iridescentes très bien développées, bien que faiblement iridescentes.

OLLIVIER (1929, p. 73), pour le *Callithamnion caudatum*, avait supposé que l'iridescence qu'il considère, à tort selon moi, comme le premier stade d'une altération profonde de la cellule, était plutôt attribuable à l'émersion. Mais la présence de corps irisants chez des algues de profondeur, comme c'est le cas pour le *Seirospora Griffithsiana* cité plus haut, est en contradiction avec cette hypothèse.

Colorations des algues

On a longtemps admis que les différentes colorations que présentent les algues, colorations dues aux pigments surajoutés aux pigments habituels (Phycoxanthine chez les Phéophycées, Phycocyanine et Phycoérythrine chez les Cyanophycées et les Rhodophycées) étaient en relation avec le niveau que ces algues occupent par rapport à la surface de la mer.

Les algues bleues seraient celles qui seraient situées au niveau le plus élevé, puis les algues vertes, brunes et rouges, se succéderaient à des profondeurs croissantes. En réalité, il n'existe pas de relation absolue entre le niveau occupé par une algue et la couleur de ses pigments, et il n'est pas possible d'établir de règle précise à ce sujet. Certaines Rhodophycées sont des espèces de grand soleil, vivant à un niveau élevé, alors que certaines algues vertes sciaphiles sont localisées en profondeur.

RODRIGUEZ, aux Baléares, a constaté à plus de 100 mètres de profondeur la présence de Chlorophycées (*Codium Bursa*, *Codium elongatum*, *Palmophyllum orbiculare*), ainsi que de Phéophycées (*Arthrocladia villosa*, *Laminaria Rodriguezii* Born.) mêlées à des Rhodophycées.

Dans le golfe de Naples, FUNK (1927, p. 287) a établi le pour-

Source MNHN Paris

centage des Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées existant aux diverses profondeurs. Les chiffres obtenus montrent que, dans cette région, la proportion des algues de ces trois groupes existant à une profondeur donnée est toujours à peu près la même.

Aux Dry-Tortugas (Floride), W.-R. TAYLOR (1928, p. 35) cite, comme ayant été draguées à 91 m. 50, dix espèces parmi lesquelles neuf sont des Chlorophycées et la dixième une Phéophycée; il n'y avait aucune Rhodophycée à cette profondeur.

Les deux graphiques (fig. 5 et 6) suivants, établis pour la flore des environs de Banyuls, montrent bien qu'il n'existe pas de parallélisme absolu entre la couleur des algues et la profondeur où elles vivent.

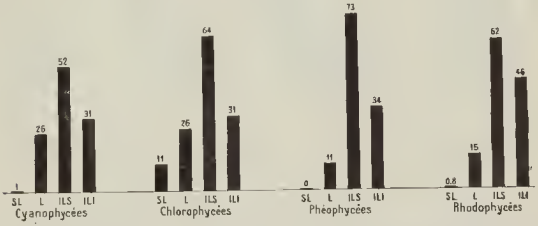


Fig. 5. — Graphiques de la répartition des espèces des différents groupes d'algues, d'après les étages où elles vivent sur la côte des Albères. Les colonnes indiquent le pourcentage des algues d'un même groupe existant dans chaque étage par rapport au nombre total des espèces de ce groupe existant à Banyuls. Il faut remarquer que d'assez nombreuses espèces existant dans plusieurs étages entrent plusieurs fois en ligne de compte. Ce qui explique que le total des pourcentages soit supérieur à 100.

SL = Etage supralittoral. L = E. littoral. ILS = E. infralittoral supérieur. ILI = E. infralittoral inférieur.

Si l'on examine la figure 5, montrant la répartition des espèces des différents groupes d'algues d'après l'étage où elles se trouvent, on voit, abstraction faite de l'étage supralittoral, où le facteur émersion est prépondérant, que les quatre grands groupes d'algues (Cyanophycées, Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées) présentent le maximum d'espèces dans l'étage infralittoral supérieur, c'est-à-dire à moins de 5 mètres de profondeur, le nombre des espèces existant dans l'étage infralittoral inférieur (entre 10 et 40 mètres de profondeur) est toujours inférieur à celui de l'étage infralittoral supérieur, mais, pour les quatre groupes d'algues, il dépasse celui des espèces du même groupe existant dans l'étage littoral.

La figure 6, donnant ce que l'on pourrait appeler le « spectre biologique » de chaque étage, est peut-être moins démonstrative. Elle

Source MNHN, Paris

montre une progression très nette du nombre des Rhodophycées vers la profondeur, alors que, pour les autres groupes, il n'apparaît aucun rapport évident entre la profondeur et la couleur des algues, toujours en faisant abstraction de l'étage supralittoral et en partie de l'étage littoral, où le facteur émersion intervient et favorise le développement de beaucoup de Cyanophycées et de Chlorophycées, mieux adaptées en général que les Phéophycées et les Rhodophycées à résister à l'émersion.

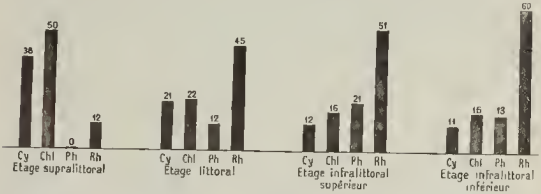


Fig. 6. — Graphiques du pourcentage des espèces des différents groupes d'algues constituant la flore de chaque étage sur la côte des Albères. — Cy = Cyanophycées. Chl = Chlorophycées. Ph = Phéophycées. Rh = Rhodophycées.

En somme, il existe, aussi bien chez les Cyanophycées et les Chlorophycées que chez les Phéophycées et les Rhodophycées, des algues photophiles et des algues sciaphiles, et leur photophilie ou leur sciaphilie ne semble pas être en rapport direct avec la nature de leurs pigments.

Néanmoins, si beaucoup de Rhodophycées vivent près du niveau et sont photophiles, un certain nombre d'entre elles sont vertes et non rouges, ne contenant que peu ou pas de phycoérythrine. Ce pigment étant facilement détruit par la lumière, il s'agit là plutôt d'une conséquence de l'éclairement très vif que d'une adaptation vis-à-vis de ce facteur. Cela est particulièrement net pour le *Rissoella verruculosa*, qui, de brun violacé foncé en hiver, devient en été, à la fin de sa végétation, d'un beau jaune d'or par suite de la destruction d'une grande partie de sa phycoérythrine. De même, le *Laurencia obtusa*, d'un beau rouge carmin en hiver, se décolore partiellement en verdissant pendant l'été dans les stations bien éclairées. Par contre, d'autres espèces telles que le *Callithamnion granulatum*, qui vivent au début de l'été en plein soleil, ne subissent en général aucune décoloration et conservent une belle couleur rouge.

Le cas des Cyanophycées est plus complexe, et, pour certaines d'entre elles, la théorie de l'adaptation chromatique d'ENGELMANN et de GAIDUKOV semble se vérifier.

Source MNHN, Paris

C'est ainsi qu'à Banyuls, le *Lyngbya sordida* est d'une teinte vert brunâtre lorsqu'il vit près du niveau, alors que les échantillons de cette espèce, récoltés par 25 à 30 mètres de profondeur, sont d'une belle couleur rouge carmin (FELDMANN, 1932), par suite du remplacement de la phycocyanine par la phycoérythrine.

Sur les dix-neuf espèces de Cyanophycées pourvues de phycoérythrine existant à Banyuls, une (*Amphithrix violacea*) vit dans les cuvettes supralittorales exposées en plein soleil, sept se rencontrent près du niveau, dans les stations ombragées et peu éclairées, sauf l'*Oscillatoria miniata*, qui vit en été dans les stations ensoleillées; enfin, parmi les vingt et une espèces de Cyanophycées existant en profondeur (entre 10 et 40 mètres), quinze sont colorées en rouge.

Comme on le voit, les Cyanophycées rouges dominent en profondeur, mais le fait que plusieurs d'entre elles vivent près du niveau dans les stations ombragées montre que la formation de la phycoérythrine est plutôt en rapport avec l'éclairement faible qu'avec la nature des radiations lumineuses.

L'existence de Chlorophycées rouges vivant en profondeur (*Ostreobium*, *Ulvella*), signalées par NADSON (1932) et par Mme ROCHLINA (1932), mériterait d'être confirmée, et il y aurait lieu de rechercher si le pigment rouge de ces algues est bien de la phycoérythrine.

Enfin, il y a lieu de mentionner que la phycoérythrine n'est nullement indispensable à l'assimilation des algues de profondeur. LUBIMENKO et TICHOVSKAIA (1928) ont en effet montré que, malgré la faible intensité lumineuse et l'absence de radiations rouges à 50 mètres de profondeur, la photosynthèse des algues de toutes couleurs s'y effectue normalement.

Source MNHN Paris

CHAPITRE VII

LA TEMPERATURE

Généralités

Variations annuelles de la température de l'eau de mer

Des mesures de température de l'eau de mer ont été autrefois effectuées à Banyuls par Pruvot. Les résultats de ces observations nous sont connues grâce à Sauvageau (1912, p. 40), qui a publié les moyennes mensuelles de la température de l'eau de mer prise en surface, à l'extrémité de la jetée du Laboratoire, quotidiennement pendant cinq années, de 1901 à 1905.

Ces moyennes mensuelles sont les suivantes :

Janvier	11°7 C.	Juillet	22°8 C.
Février	10°9	Août	22°7
Mars	12°2	Septembre	20°8
Avril	14°	Octobre	18°
Mai	16°3	Novembre	15°5
Juin	19°6	Décembre	13°4

Comme on le voit, le mois le plus froid est celui de février (10°9), le plus chaud, juillet (22°8). La moyenne annuelle est de 16°5 et l'écart entre la température moyenne du mois le plus froid et celle du mois le plus chaud de 11°9.

Il est intéressant de comparer ces chiffres avec ceux publiés pour différentes régions de la Méditerranée : Monaco (Richard, Oxner et Sirvent, 1923), Palma de Mallorca (Navarro, 1931), Malaga (R. de Buen), les côtes d'Algérie (Bounhiol, 1910), Naples (Schott, 1926), Rovigno (Vatova, 1930).

On peut constater que, pour le mois le plus froid, la température de l'eau de mer à Banyuls est inférieure à celle de la plupart des autres localités méditerranéennes (de 2°04 pour Monaco, de 5°4 pour Cherchell, en Algérie). Elle est par contre supérieure de 1°7 à celle de Rovigno, dans le nord de l'Adriatique.

Source : MNHN, Paris

Le mois où la température de l'eau de mer est la plus élevée est, à Banyuls, juillet, alors que, pour les autres localités méditerranéennes envisagées, c'est au mois d'août que s'observe la température maxima.

La température estivale de l'eau de mer est sensiblement plus faible à Banyuls que dans les autres localités considérées : de 3°61 par rapport à Palma de Mallorca, de 1°7 par rapport à Naples, et de 0°9 par rapport à Cherchell. La température de Rovigno, plus basse en hiver que celle de Banyuls, lui est supérieure de 0°79 en été.

Par comparaison avec l'Atlantique voisin, il faut d'abord noter que, dans la Méditerranée, l'écart entre la moyenne du mois le plus froid et celle du mois le plus chaud est relativement élevé. Il est de 11°9 à Banyuls et s'élève à 14°39 à Rovigno, pour s'abaisser à 7°4 à Cherchell, qui, comme toute la côte algérienne, jouit de l'influence modératrice du courant océanique pénétrant par le détroit de Gibraltar. Alors que, dans le nord de l'Adriatique, le climat plus « continental » entraîne un écart plus grand que dans la Méditerranée occidentale.

Dans l'Atlantique, l'écart annuel de la température de l'eau de mer n'est que de 8° sur les côtes sud de l'Angleterre, de 5-8° au Portugal, et s'abaisse à 3-5° aux Canaries (SCHOTT, 1926).

L'écart plus grand dans la Méditerranée s'explique surtout par la température estivale, plus élevée que dans l'Atlantique sous la même latitude. La moyenne du mois le plus froid étant de 8-9° sur les côtes sud de l'Angleterre, de 13-15° au Portugal, alors que la température moyenne du mois le plus chaud n'atteint que 16° sur les côtes sud de l'Angleterre, et 19° au Portugal.

Variations nycthémérales de la température

Les différences de température de l'eau, entre le jour et la nuit, sont relativement faibles en Méditerranée.

En Algérie, à Fouka (baie de Castiglione), BOUNHIOL a observé, pour l'eau littorale, une variation maxima de 3°1 en février, et une variation minima de 1°3 en juillet.

A Banyuls, en juillet, la différence de température au cours d'une même journée (de 5 heures du matin à minuit) ne dépasse pas 1°5 pour l'eau de surface, à l'extrémité de la jetée de l'île Grosse (fig. 7).

Source MNHN, Paris

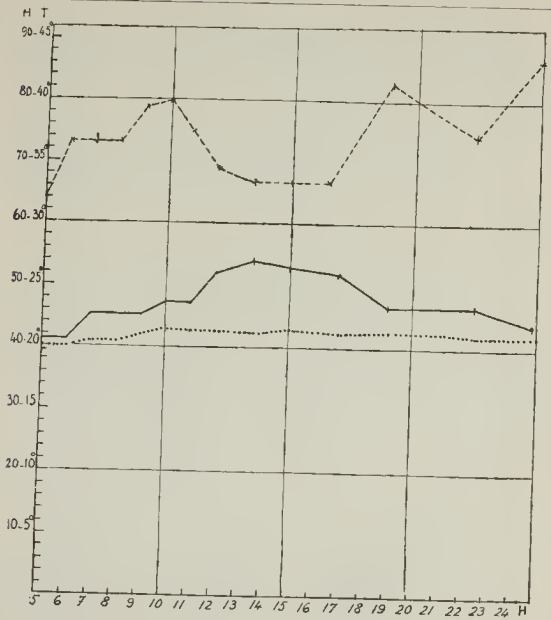


Fig. 7. — Graphique des variations de la température de l'eau de mer littorale en surface comparées à celles de la température et de l'état hygrométrique de l'air, à Banyuls, le 19 juillet 1933.

..... Température de la mer.
———— Température de l'air
— — — État hygrométrique de l'air à quelques mètres au-dessus du niveau.

(D'après FELDMANN et DAVY DE VIRVILLE, 1933.)

Variations de la température en fonction de la profondeur

On sait que la température de la mer diminue rapidement à mesure que l'on s'enfonce en profondeur. Dans les grands océans, la température de l'eau s'abaisse jusqu'au voisinage de 4°, température à laquelle l'eau présente sa densité maximum. Dans la Méditerranée il n'en est pas de même, et la température aux plus grandes profondeurs n'est pas inférieure à 13° C.

Source MNHN, Paris

Je n'ai pas eu la possibilité d'étudier les variations de température en fonction de la profondeur à Banyuls, mais les résultats obtenus dans d'autres régions de la Méditerranée peuvent vraisemblablement s'appliquer aux environs de Banyuls.

Voici, d'après F. WENDICKE (1914), la température de la mer à différentes profondeurs (de 0 à 100 m.) dans la baie de Naples, mesure effectuée les 5 et 7 juin 1913 :

0 m.	22°7 C.	20 m.	17°67 C.
2 m.	22°46	25 m.	17°05
5 m.	21°71	35 m.	17°85
10 m.	19°20	50 m.	14°88
15 m.	18°29	100 m.	13°85

Des chiffres très comparables à ceux-ci ont été publiés par RICHARD, OXNER et SIRVENT, pour les environs de Monaco. C'est ainsi qu'en août (moyenne des années 1907 à 1914), la température de l'eau en surface est de 24°42, et, à 50 mètres, de 15°67. En hiver, la différence entre la température de surface et de profondeur est plus faible. En février, la température est de 12°94 en surface, 12°79 à 25 mètres, et 12°97 à 50 mètres.

En résumé, l'écart annuel de la température entre le mois le plus froid et le mois le plus chaud, assez grand en surface, s'atténue très notablement en profondeur jusqu'à devenir presque nul.

Les algues vivant en profondeur sont donc placées dans des conditions de température très différentes de celles de surface. Ce sont, pour la plupart, des espèces sténothermes, et si un grand nombre d'entre elles se développent surtout en été, cela tient sans doute beaucoup plus à l'éclairement plus fort dont elles jouissent à cette époque qu'à la faible augmentation de température qui se produit au même moment.

Variations locales de la température

La température de l'eau de mer au voisinage de la côte présente, en outre, de fortes variations locales en corrélation avec la topographie du rivage. Dans les stations peu profondes où l'eau s'étend en couches minces, sa température subit des variations beaucoup plus grandes que dans les stations plus profondes. Dans ces conditions, l'eau a une température plus élevée en été et plus basse en hiver.

Ces variations de température sont encore exagérées dans les flaques et les cuvettes isolées de la mer. En hiver, la température y est très inférieure à celle de la mer libre. C'est ainsi que, le 3 février 1932, entre 9 et 10 heures du matin, par temps calme (pas de vent), la température de la mer en surface dans une station abritée de l'anse

Source : MNHN, Paris

de la Ginestère, au-dessus d'un fond situé environ à 40 c/m. de profondeur, était de 10°. Au même moment, dans une cuvette située à 0 m. 25 au-dessus du niveau moyen, entièrement isolée de la mer et à l'ombre, dont la végétation était constituée de Mélobésiées encroûtantes et de *Polysiphonia subulata*, j'ai noté une température de 4°5 seulement. Le même jour, dans une autre cuvette également isolée de la mer et située à l'ombre, dont le fond était tapissé de *Chaetomorpha Adriani* et de *Chaetomorpha aera*, la température était de 5°. Le lendemain, à 2 heures de l'après-midi, la température de la mer étant de 11°, j'ai noté 6° dans une des flaques à *Platymonas tetrathele* de l'île Grosse.

Pendant l'été, la température des cuvettes est généralement très supérieure à celle de l'eau de mer.

Dans un mémoire précédent, nous avons indiqué, Davy de Virville et moi (1933), de nombreuses mesures de température de cuvettes effectuées en juin et juillet. Je rappellerai seulement ici que nous avons noté fréquemment des températures dépassant 30° (maximum 33°), et des écarts considérables de température au cours d'une même journée : 10° dans les cuvettes à Phéophycées et Rhodophycées, et jusqu'à 18° dans les cuvettes à Chlorophycées.

Déjà, dans d'autres régions de la Méditerranée, divers auteurs avaient signalé les températures élevées des cuvettes isolées de la mer en été. C'est ainsi que Techet (1904), dans l'Adriatique, a mesuré, dans des flaques, des températures de 36 à 38°. Moi-même, à Cherchell, en Algérie (1931, p. 190), j'ai observé, fin juin 1930, dans une grande cuvette tapissée d'un épais gazon d'*Enteromorpha compressa* bien vivant, une température de 40°.

Comme on le voit, la température maxima des cuvettes isolées de la mer, en été, à Banyuls, est nettement inférieure à celle des cuvettes analogues dans d'autres régions de la Méditerranée. Ce fait s'explique par l'état hygrométrique de l'air, relativement peu élevé à Banyuls, qui entraîne une évaporation plus intense de l'eau des cuvettes, ce qui tend à s'opposer à l'élévation de la température.

Action de la température sur la répartition des algues

La température élevée de l'eau de mer agit directement sur le développement des algues, en augmentant l'intensité des échanges gazeux. Ce fait est particulièrement net dans les cuvettes littorales à température élevée, où l'eau se sature d'oxygène et où l'on observe un fort dégagement de ce gaz, résultat d'une photosynthèse intense.

Mais si la température élevée favorise certaines algues (quelques

Source MNHN, Paris

Chlorophycées, beaucoup de Cyanophycées), qui prospèrent en été dans les stations peu profondes où l'eau s'échauffe, elle est nettement défavorable pour beaucoup d'autres espèces, qui disparaissent pendant l'été du voisinage de la surface où la température des eaux est trop élevée pour elles.

Nous verrons plus loin que la température élevée de l'eau de surface, en Méditerranée, comparée à celle des eaux de la Manche, entraîne de grandes différences dans les périodes de végétation et la phénologie des organes reproducteurs des algues communes à ces deux mers.

Les algues marines peuvent être divisées en espèces eurythermes et en espèces sténothermes.

Les espèces eurythermes sont généralement localisées près de la surface et se rencontrent toute l'année; elles possèdent souvent une vaste aire de répartition, certaines mêmes (*Ulva*, *Enteromorpha*) étant cosmopolites.

Les espèces sténothermes, au contraire, sont souvent localisées en profondeur, où la température est moins variable, et celles qui se rencontrent en surface ne se développent que pendant une saison déterminée.

L'écart relativement considérable existant entre la température de l'eau de mer de la Méditerranée en été et en hiver, écart beaucoup plus grand que celui qui existe dans l'Océan, est une conséquence de la situation de mer fermée qu'occupe la Méditerranée. Cet écart permet de considérer la Méditerranée comme une mer tempérée pendant l'hiver, et comme une mer subtropicale pendant l'été. Ce double caractère influe nettement sur la flore algale, qui présente, en hiver, une végétation où dominent les types à affinités tempérées ou même boréales (*Ulothrix*, *Bangia*, *Nemalion*), alors qu'en été on y observe de nombreux représentants de la flore tropicale (*Acetabularia*, *Anadyomene*, *Halimeda*, *Digenea*, etc.).

Source MNHN, Paris

CHAPITRE VIII

LA COMPOSITION CHIMIQUE DE L'EAU DE MER

Il n'y a pas lieu, ici, d'insister beaucoup sur la composition chimique de l'eau de mer. Si sa composition saline, que l'on trouvera indiquée dans tous les traités d'océanographie, est bien connue, il n'en est pas de même du rôle biologique de ses différents constituants. De nombreuses recherches sont encore à faire dans cette voie; on trouvera de bons résumés de nos connaissances actuelles sur la question dans les ouvrages de LEGENDRE (1925), H.-W. HARVEY (1928) et A. LABBÉ (1932).

La Salinité

Un des caractères chimiques les plus évidents de la composition chimique de l'eau de mer est sa forte teneur en sels halogénés, et, en particulier, en chlorure de sodium. Cette teneur, qui varie selon les mers du globe, en particulier dans les mers fermées, est relativement élevée dans la Méditerranée.

Aux environs de Banyuls, l'eau de mer littorale renferme, en été, environ 38 grammes de chlorures (exprimés en NaCl) par litre. Les variations de la salinité de l'eau de mer libre sur la côte des Albères sont relativement très faibles, du fait de l'absence de grands fleuves et de pluies abondantes. Mais, dans les cuvettes isolées de la mer, les variations sont considérables. Elles peuvent avoir lieu dans le sens de la concentration, qui peut aller jusqu'à l'évaporation complète, et à la cristallisation des sels, par suite de l'évaporation, ou, au contraire, dans le sens de la dilution, par suite de l'apport d'eau douce par les pluies ou par des suintements : cette dilution pouvant également aller jusqu'à la dessalure à peu près complète.

Action biologique des variations de salinité

Les faibles variations de la salinité de l'eau de mer libre ne paraissent avoir aucune action biologique sur les algues fixées. Les seules algues exposées à de grandes variations de salinité sont celles

Source MNHN Paris

vivant dans les étages littoraux et supralittoraux et celles des cuvettes isolées.

Les algues littorales et supralittorales demeurent exposées à l'air pendant assez longtemps, subissant un commencement de dessiccation ainsi qu'une concentration de l'eau qui les mouille. Par contre, en cas de pluie, elles sont mouillées d'eau douce, qui dilue l'eau de mer qu'elles retenaient par capillarité. Aussi, la plupart des algues littorales et supralittorales sont-elles très euryhalines et capables de supporter, sans dommage, des variations de salinité souvent très considérables. Il en est de même des espèces submergées vivant dans les cuvettes isolées, dont l'eau est susceptible de se concentrer fortement par évaporation. C'est ainsi que j'ai observé, le 25 juillet 1933, à Collioure, des *Acetabularia mediterranea* (Photo 38, Pl. XIX) en parfait état, dans une grande cuvette dont l'eau contenait 47 gr. 62 de NaCl par litre, soit 10 grammes de plus que la normale. A la même époque, dans d'autres cuvettes, j'ai rencontré le *Chaetomorpha aerea* dans de l'eau contenant 64 gr. 52 de NaCl par litre, et *Cladophora Rudolphiana* dans de l'eau renfermant 53 gr. 70 de NaCl par litre. Toutes ces espèces étaient parfaitement normales et ne paraissaient nullement souffrir de la forte concentration du milieu où elles vivaient.

Il en est de même du *Platymonas tetrathele*, que j'ai trouvé dans des cuvettes contenant, seulement en hiver, 32 grammes de NaCl par litre, et qui, en été, était non moins abondant dans la même cuvette dont l'eau contenait 77 gr. 36 de NaCl par litre. J'ai même observé cette espèce, en petite quantité, il est vrai, dans une cuvette dont l'eau contenait plus de 100 grammes de chlorures par litre.

Par contre, certaines espèces, comme le *Stephanoptera gracilis*, ne vivent que dans des eaux fortement sursalées (plus de 150 grammes de chlorures par litre), et d'autres sont localisées dans les eaux très dessalées ne contenant que quelques grammes de sels (*Brachiomonas*).

Toutes les espèces ne sont pas aptes à supporter ces grandes variations de la salinité, et il est intéressant de remarquer, à ce propos, que ce sont souvent les mêmes espèces qui se rencontrent dans les eaux sursalées comme celles des marais salants, et dans les eaux plus ou moins dessalées des estuaires. Ce sont donc des espèces essentiellement euryhalines.

Pour les espèces euryhalines, il existe une salinité optima, variable avec chaque espèce, pour laquelle les algues présentent leur maximum de développement.

C'est ainsi que l'*Enteromorpha intestinalis*, qui est susceptible de vivre à la fois dans les eaux très sursalées, l'eau de mer normale et l'eau tout à fait douce, présente son optimum de développement dans

Source MNHN Paris

de l'eau de mer diluée (Lola B. Brown, 1915). De nouvelles recherches seraient à entreprendre à ce sujet.

La teneur en oxygène de l'eau de mer

L'existence d'oxygène dissous dans l'eau de mer est une condition indispensable à la vie des êtres marins, et, de fait, l'eau de mer de surface en contient toujours. Les recherches de J.-P. Jacobsen (1912), qui, au cours de la croisière océanographique danoise du *Thor*, en Méditerranée, a effectué de très nombreux dosages d'oxygène, ont montré que, dans toutes les régions de la Méditerranée explorées, l'eau de mer de surface était toujours saturée d'oxygène et que, vers 50 mètres de profondeur, il y avait même sursaturation.

Aussi, il ne semble pas qu'il existe dans la mer libre, vers la surface, des variations assez considérables de la teneur en oxygène dissous, pour que ce facteur puisse avoir une influence quelconque sur le développement des algues. On a longtemps admis que les eaux très agitées étaient plus riches que les autres en oxygène. Les recherches de E. Fischer (1930) ont montré qu'il n'en était rien.

C'est seulement dans les cuvettes isolées de la mer, où l'influence de l'activité respiratoire des animaux et des algues peut entraîner, pendant la nuit, une diminution considérable de la teneur de l'eau en oxygène dissous, que les variations de ce facteur peuvent jouer un rôle important sur la végétation des algues. Pendant la journée, dans les cuvettes où la végétation est abondante, il y a, au contraire, sursaturation, l'oxygène résultant de la photosynthèse se dégage en petites bulles qui entraînent parfois à la surface de l'eau les touffes d'algues mal fixées.

Le gaz carbonique et le pH

On sait depuis longtemps que l'eau de mer est légèrement alcaline, et que le gaz carbonique qu'elle contient s'y trouve en partie à l'état dissous, en partie à l'état combiné, sous forme de carbonates et de bicarbonates, ces derniers étant susceptibles de dissociation.

La teneur de l'eau de mer en gaz carbonique dissous ou combiné est très variable, et, en grande partie, fonction de l'activité des êtres vivants : végétaux et animaux. Ces derniers dégagent du gaz carbonique par leur respiration, tandis que, chez les algues, la photosynthèse entraîne une disparition du CO^2 et la respiration une mise en liberté de ce gaz. D'après Pantanelli (1923), la pauvreté en CO^2 de l'eau de mer en profondeur serait un facteur de limitation pour la distribution des algues.

Source MNHN Paris

L'étude des variations de la concentration en ions hydrogène (pH) de l'eau de mer permet de se rendre compte des variations de la teneur en CO^2 libre et combiné de l'eau de mer. La diminution de la quantité de CO^2 entraîne une dissociation des bicarbonates qui, en se transformant en carbonates, augmentent le pH de l'eau de mer.

A Banyuls, l'eau de mer libre, en surface, présente, en été, un pH voisin de 8,2, et ses variations sont relativement très faibles.

Il en est tout autrement dans les cuvettes isolées, où l'eau de mer ne se renouvelle que rarement, ainsi que je l'ai montré dans un travail antérieur, publié en collaboration avec Ad. DAVY DE VIRVILLE (1933), qui a ultérieurement (1935) confirmé et étendu aux côtes atlantiques de France nos premières observations faites sur la côte des Albères.

Je rappellerai seulement sommairement ici les conclusions de ce travail.

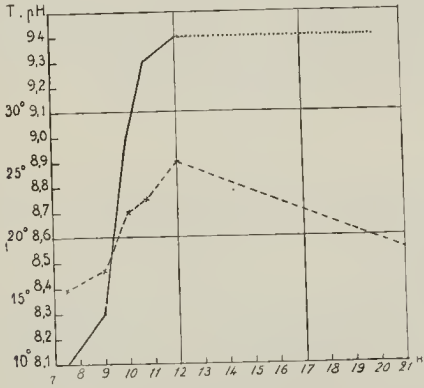


Fig. 8. — Graphique des variations de la température et de l'alcalinité (pH) d'une cuvette littorale à *Enteromorpha compressa*, à Banyuls, le 30 juin 1933.

.....Température de l'eau
———pH

(D'après FELDMANN et DAVY DE VIRVILLE, 1933.)

Dans les cuvettes littorales à Chlorophycées (*Enteromorpha*, *Cladophora*, *Chaetomorpha*), l'alcalinité de l'eau subit des variations considérables au cours d'une même journée. Sensiblement égale au

Source MNHN Paris

lever du soleil à celle de l'eau de mer libre (pH 8,2), elle s'élève rapidement pour atteindre et même dépasser, après quelques heures d'insolation, pH 9,4 (fig. 8).

Dans les cuvettes infralittorales, dont l'eau est plus fréquemment renouvelée et dont la végétation est surtout constituée par des Phéophycées et des Rhodophycées présentant un métabolisme moins actif que les Chlorophycées, le pH est beaucoup moins variable et ne s'éloigne guère de ce qu'il est dans la mer libre.

L'hyperalcalinité des cuvettes littorales à Chlorophycées a certainement une influence très grande sur la composition de la flore de ces cuvettes. C'est sans doute à elle qu'il faut attribuer la rareté, dans ces cuvettes, des algues fragiles, qui ne peuvent supporter une forte élévation du pH; néanmoins, la température élevée et la forte salinité de l'eau de ces cuvettes doivent aussi entrer en ligne de compte, mais à un degré moindre, semble-t-il.

L'influence néfaste de l'augmentation du pH pour beaucoup d'algues a été nettement mise en évidence par ATKINS (1922). C'est avec raison que cet auteur conclut que les Ulves (et aussi les Entéromorphes et les *Cladophora*) constituent, dans les cuvettes, pour les autres algues, « a highly indesirable neighbour ».

Matières organiques

On sait peu de choses sur la nature et la quantité des matières organiques dissoutes dans l'eau de mer.

L'existence de ces substances est néanmoins indiscutable et elles doivent jouer un rôle important dans la nutrition et le développement des algues, comme dans celle des animaux marins (Théorie de PÜTTER).

Malheureusement, les méthodes de dosage habituellement employées ne permettent pas de se rendre compte exactement de la nature précise et de la quantité exacte des matières organiques dissoutes.

La mesure du pouvoir réducteur de l'eau de mer vis-à-vis du permanganate de potassium à chaud et en milieu alcalin, préconisée en particulier par Ed. FISCHER (1930) et par P. CHAUCHARD (1935), ne fournit que des résultats difficiles à interpréter, car toutes les matières organiques ne réduisent pas également le permenganate dans ces conditions, et des eaux ayant même pourvoir réducteur peuvent renfermer des matières organiques très différentes en quantité et en qualité.

Des dosages de l'ammoniaque (ammoniaque libre et saline d'une part, et ammoniaque organique d'autre part) seraient beaucoup plus intéressants.

Source MNHN Paris

Nous sommes également mal renseignés sur le mode d'utilisation par les algues des substances azotées dissoutes. Les expériences déjà anciennes de VERNON (1899) à ce sujet sont intéressantes, mais la quasi-impossibilité d'opérer sur des algues marines en culture pure, à l'exclusion de tous autres organismes, rend les résultats obtenus jusqu'ici discutables.

D'après PANTANELLI (1923), quelques algues, surtout celles qui sécrètent du mucus, seraient capables d'utiliser indirectement l'azote élémentaire dissous dans l'eau par l'intermédiaire des bactéries qui vivent dans leur mucus.

L'abondance des matières organiques, surtout azotées, d'origine animale a une influence très nette sur le développement de certaines algues. Les Ulves, en particulier, deviennent luxuriantes dans les stations où se rencontrent de telles matières organiques (embouchures d'égouts, etc...). L'action favorisante des substances azotées a d'ailleurs été mise expérimentalement en évidence par les recherches de LETTS et de RICHARDS (1911), et par celles de FOSTER (1914).

Lorsque l'abondance des matières organiques devient trop grande, ce sont surtout les bactéries dont le développement est favorisé. Seules, quelques Cyanophycées sont susceptibles de vivre dans ce milieu trop riche, où s'opèrent des fermentations putrides néfastes à la plupart des algues (facies sapropélique des auteurs).

Sels divers

Outre les chlorures et les sulfates, qui constituent la majeure partie des sels dissous de l'eau de mer, d'autres sels jouent un rôle important dans la nutrition des algues.

C'est le cas, en particulier, des nitrates et des phosphates, dont HARVEY et ATKINS ont étudié les variations au cours de l'année.

PANTANELLI (1923) a examiné l'action de ces sels sur les algues du golfe de Naples. Il a observé que les espèces accoutumées à une faible teneur en nitrates et en phosphates réagissent fortement à l'addition de ces sels à leur milieu normal.

Les nitrates favorisent le développement des organes végétatifs, mais suppriment la tendance à la reproduction, tandis que les phosphates favorisent la formation des organes reproducteurs.

Ces sels (nitrates et phosphates) doivent être abondants dans les eaux chargées de matières organiques d'origine animale (eau de mer mêlée d'eau d'égout par exemple), et leur abondance a certainement une influence notable dans l'action de ces eaux polluées sur la végétation des algues.

Source MNHN Paris

On trouvera également, dans le mémoire de PANTANELLI, des observations sur l'action de différents sels dissous de l'eau de mer sur la végétation des algues.

Les sels de calcium et de magnésium sont indispensables à certaines algues capables de les fixer en quantité énorme dans leurs membranes (algues calcaires, Corallinacées).

Il en est de même des sels de potassium dont on retrouve des quantités relativement considérables dans les analyses de cendres d'algues marines (Phéophycées en particulier).

Le rôle de l'iode et du brome est également à signaler puisque l'iode est accumulé par certaines espèces soit à l'état organique ou d'iodures dans tout le thalle des algues, soit à l'état libre dans les cellules spécialisées de certaines espèces (Ioduques des *Asparagopsis*, etc., etc...).

La question de la présence du brome libre dans les bromuques des *Antithamnion* et des *Ceramium* mériterait de nouvelles recherches.

Source MNHN Paris

DEUXIÈME PARTIE : LA VÉGÉTATION

CHAPITRE IX

HISTORIQUE DE LA PHYTO-OCEANOGRAPHIE MÉDITERRANÉENNE

Grâce à l'existence de marées d'amplitude notable, laissant à basse mer une large étendue facile à parcourir et où les algues se répartissent en zones d'aspect très différent et facilement visibles, même pour un œil non prévenu, les côtes de l'Atlantique et de la mer du Nord ont attiré les premières l'attention des algologues et les ont incités à étudier la répartition des algues suivant les différentes stations et les différents niveaux où elles se rencontrent.

On sait que c'est à WAHLEMBERG (1812), en Norvège, à Ch.-M. D'ORBIGNY (1820) et à LAMOUROUX (1825-1826), en France, que l'on doit les premiers documents sur la répartition des algues marines et les premiers essais de divisions bionomiques des régions marines occupées par la végétation.

Ce serait sortir du cadre de ce travail que d'énumérer les nombreux travaux bionomiques et écologiques auxquels a donné lieu, dans les différentes régions du globe, l'étude de la répartition des algues. Pour les côtes du nord de l'Europe, qui ont été les plus étudiées à ce point de vue, on consultera avec fruit l'important historique publié par SERNANDER (1917), ainsi que celui de Torsten GISLEN (1930), plus récent et étendu à toutes les mers du globe.

Je me contenterai seulement, ici, de passer en revue les principaux travaux ayant trait à la végétation marine de la Méditerranée, végétation d'ailleurs sensiblement différente de celle des côtes nordiques et se rapprochant, par certains côtés, de celle des régions tropicales, dont l'étude écologique est beaucoup moins avancée.

Source MNHN Paris

Les premiers naturalistes océanographes qui explorèrent la Méditerranée ne nous fournissent guère de documents utilisables sur sa végétation. A l'époque où L.-F. DE MARSILI faisait connaître, dans son *Histoire physique de la mer* (1725), le résultat de ses observations faites sur les côtes de Provence et du Languedoc, nos connaissances botaniques sur les algues marines étaient encore embryonnaires; aussi, n'est-il pas étonnant que la quatrième partie de son ouvrage, dans laquelle il traite des plantes marines (parmi lesquelles il range d'ailleurs les éponges et les polypiers), soit bien inférieure à celles qui traitent de l'océanographie physique proprement dite, et ne nous fournisse aucun document utile au point de vue phyto-océanographique. Il en est de même, d'ailleurs de VITALIANO DONATI, qui, dans son ouvrage intitulé *Della storia naturale marina dell' Adriatico*, publié à Venise en 1750, décrivit quelques algues récoltées par lui.

Les algologues de la fin du XVIIIe et du début du XIXe siècle négligèrent également l'étude de la répartition et de l'écologie des algues qu'ils étudiaient. Les uns, comme ROTH, vivant éloignés de la Méditerranée, se contentaient d'examiner les algues renfermées dans la « mousse de Corse » des pharmacies (1). De nombreuses espèces méditerranéennes furent ainsi primitivement décrites d'après des échantillons de cette provenance. Les autres naturalistes, vivant au bord de la Méditerranée, négligeaient la recherche des algues en place, pour préférer la récolte des échantillons détachés et rejetés en épaves sur les plages après les tempêtes.

J.-G. AGARDH, dans ses *Algae maris Mediterranei et Adriatici*, publiées à Paris en 1842, au retour d'un fructueux voyage algologique sur les côtes méditerranéennes de France et d'Italie, donna le premier quelques indications écologiques précises, en signalant sommairement, pour chaque espèce, les conditions de milieu dans lesquelles elles vivent. Dans la préface de cet ouvrage, il souligne la différence de végétation entre les côtes battues et les côtes abritées, ainsi que l'influence de l'éclairement plus ou moins intense sur la végétation, mais sans tenter de présenter un tableau d'ensemble de la végétation méditerranéenne en fonction des différents facteurs, et, en particulier, par rapport au niveau où vivent les algues, comme il l'avait fait, quelques années auparavant (1836), pour les côtes de Suède.

C'est au zoologiste Ed. FORBES que nous devons le premier essai de division de la Méditerranée en « zones » superposées, possédant chacune une faune et une flore différentes et caractéristiques.

(1) On sait que cet anthelminthique, presque inusité actuellement et constitué théoriquement par des frondes sèches d'*Alsidium Helminthochorton*, est généralement composé d'un grand nombre d'algues variées ainsi que d'animaux (Mollusques, Crustacés, Bryozoaires, Hydraires, etc...) provenant du raclage des rochers de la Méditerranée. Le plus souvent, l'*Alsidium Helminthochorton* y fait entièrement défaut.

Source MNHN Paris

Ses observations, faites en mer Egée, sur les côtes d'Asie Mineure, lui permettent de diviser la région comprise entre le niveau de l'eau et la profondeur de 300 brasses (environ 550 mètres), profondeur qui, pour lui, représentait la limite inférieure de la vie animale, en huit « régions » dont chacune est caractérisée par la présence de certaines algues et d'animaux, et par la nature lithologique des fonds.

Les cinq premières régions distinguées par FORBES renferment des algues caractéristiques : les régions VI et VII (entre 55 et 105 fathoms, 100-190 m.) ne renferment plus que des « Nullipores » (Lithothamniées). Au delà, la VIIIe région, de 105 à 230 fathoms (190-420 m.), est caractérisée par l'absence de végétaux.

Plus tard, FORBES substitua, à cette première classification en huit régions, une division en quatre « zones », basée sur ses observations faites sur les côtes d'Angleterre, mais qui fut ensuite admise, même pour la Méditerranée, par divers zoologistes. Les quatre zones distinguées par FORBES sont les suivantes :

1° *Zone littorale* comprise dans la zone de balancement des marées;

2° *Zone circumlittorale ou des Laminaires*, s'étendant du zéro des cartes marines, limite inférieure des marées, jusqu'à 15 brasses (27 m.) de profondeur;

3° *Zone médiane ou des Corallines*, de 15 à 50 brasses de profondeur (91 m.);

4° *Zone inframédiane ou des Coraux de mer profonde*, à partir de 50 brasses jusqu'au point d'extinction de la vie animale.

Pour la Méditerranée, FORBES admettait que la zone littorale était comprise entre 0 et 2 brasses (3 m. 65). Les auteurs qui admirent la classification de FORBES ne conservèrent pas toujours cette limite; P. FISCHER, en particulier (1887), la réduisit, avec juste raison, « à la courte zone comprise entre le flux et le reflux ».

Vingt ans après le premier mémoire de FORBES, dans une étude océanographique et biologique très détaillée du golfe de Quarnero, J.-R. LORENZ (1863) distingue, dans cette région, six étages superposés présentant chacun une flore et des caractères océanographiques particuliers (température de l'eau principalement).

Ces six régions sont, de haut en bas, les suivantes :

I. Région supralittorale, située au-dessus du plus haut niveau de la mer.

II et III. Région littorale, divisée elle-même en :

Source MNHN Paris

Région littorale émergente et
Région littorale immergée, jusqu'à 2 brasses de profondeur (3 m. 60).

Région IV. De 2 à 15 brasses (3 m. 60 à 27 m.).

Région V. De 15 à 30-35 brasses (27 m. à 55-64 m.).

Région VI. De 35 à 60 brasses (64-110 m.).

Chacune de ces régions est subdivisée selon l'éclairement, la nature du fond, l'agitation et la composition chimique de l'eau (eau polluée, eau saumâtre) en « Facies », dont LORENZ indique la végétation caractéristique.

En 1877, ARDISSONE et STAFFORELLO, dans leur étude des algues de Ligurie, divisent la région marine peuplée d'algues en trois zones :

1re Zone : Du plus haut niveau de la mer jusqu'à la profondeur de 3 brasses (5 m. environ).

2e Zone : De 3 à 20 brasses (5-35 m.).

3e Zone : De 20 brasses à la limite de la végétation.

La première zone est elle-même subdivisée en trois sous-zones :

1re Sous-zone : Depuis le plus haut niveau de la mer jusqu'au niveau moyen.

2e Sous-zone : Du niveau moyen au niveau des plus basses mers.

3e Sous-zone : Du niveau le plus bas jusqu'à 3 brasses de profondeur.

La première zone, ajoutent ARDISSONE et STRAFFORELLO, pourrait être appelée celle des Confervoidées, ou mieux des algues vertes; la troisième, celle des Halyméniées, et la seconde, « par absence de genre d'algue caractéristique », celle des Zostères.

Comme on le voit, FORBES, LORENZ, ARDISSONE et STRAFFORELLO attribuent tous à la profondeur une importance capitale comme facteur de la distribution des algues, ainsi que le montrent les nombreuses divisions en tranches horizontales limitées par des isobathes déterminés.

Cette tendance à accorder un rôle prépondérant à la profondeur se retrouve également chez les bio-océanographes de l'Atlantique nord, KJELLMAN (1877), en particulier, continuant les recherches inaugurées par J.-G. AGARDH, ORSTED, ARESCHOUG, etc., distingue, dans ses études sur la végétation marine des régions arctiques et de la Scandinavie, une région (*Gebiet*) littorale s'étendant depuis le niveau le

Source MNHN Paris

plus haut jusqu'au niveau le plus bas atteint par la mer; une région sublittorale jusqu'à 20 brasses de profondeur, et, enfin, au-dessous de ce niveau jusqu'à la limite de la végétation, une région élittorale. KJELLMAN a cherché à étendre cette classification aux mers sans marées ou à marées de peu d'amplitude, et, sur les côtes occidentales du Skager-Rack, il fixe la limite inférieure de la région littorale à la profondeur de 3 à 4 mètres, en se basant sur le niveau supérieur atteint par les Laminaires.

En France, le zoologiste VAILLANT (1873-1891) restreint un peu les limites de la région littorale de KJELLMAN, en se basant sur les niveaux atteints par les maxima et les minima des hautes et des basses mers aux divers moments de la marée (morte-eau, vive-eau, marée d'équinoxe). C'est ainsi qu'il distingue une zone subterrestre depuis le niveau des pleines mers maxima d'équinoxe jusqu'au niveau des pleines mers minima de vive-eau; une zone littorale, de ce niveau à celui des basses mers maxima de vive-eau, et une zone sublittorale de ce niveau à celui des basses mers minima d'équinoxe. La zone littorale étant elle-même subdivisée en trois sous-zones.

Cette classification marquait déjà un progrès sur les précédentes, puisqu'elle substituait à la notion de niveaux bathymétriques invariables, celle de niveaux cotidaux, ce qui permet des comparaisons plus faciles entre des régions où l'amplitude de la marée est différente.

Reprenant les recherches floristiques entreprises peu avant par FALKENBERG (1879), BERTHOLD publie, en 1883, un important mémoire sur la flore et la répartition des algues dans le golfe de Naples.

Contrairement aux auteurs précédents, BERTHOLD n'accorde qu'une faible importance à la profondeur dans la répartition des algues. Les deux facteurs qui lui paraissent les plus importants, et auxquels il subordonne les autres, sont : l'agitation de l'eau et la lumière. Il groupe en tableau les différentes algues du golfe de Naples en fonction de ces deux facteurs, et en distinguant seulement une région émergeante et une région émergée. Cette classification biologique des algues, basée sur leur comportement vis-à-vis de deux facteurs seulement qui, s'ils sont parmi les plus importants, ne sont pas les seuls, est incomplète, et les différents groupes d'algues distingués par BERTHOLD ne constituent pas des groupements naturels et ne donnent pas une idée bien claire de ce qui s'observe dans la nature, comme pourrait le faire un groupement en « associations ». Aussi, comme l'indique OLLIVIER (1929, p. 66), « son œuvre, dont on ne peut nier la haute importance, vaut plus par les principes directeurs et les observations de détail que par la synthèse qui en découle, et celle-ci n'a pu servir de méthode de travail ».

Source MNHN Paris

Vers la même époque, MARION (1883) étudie la répartition des animaux marins et, accessoirement, des végétaux, dans le golfe de Marseille. Il distingue les différents groupements animaux suivant la classification suivante :

I. — Ports.

II. — Zone littorale :

a) Zone littorale émergée.

b) Zone littorale immergée (0-2 m.) } fond du golfe. / eau-vive.

c) Région des plages.

III. — Prairies de Zostères (1) :

a) Fond des calanques dans les eaux pures (3 à 4 m. de prof.). Transition de la faune littorale à celle des prairies de Zostères.

b) Prairies littorales (4-10 m.).

c) Prairies profondes (10-20 m.).

IV. — Faune du pourtour des prairies de Zostères : « Broundo » des pêcheurs de Marseille. Graviers coralligènes.

V. — Fonds vaseux.

Comme on le voit, cette classification est hétérogène, puisque les différents types de stations distingués sont caractérisés, tantôt d'après leur niveau, tantôt d'après la nature du substratum, ou encore d'après leur situation topographique ou la pureté de l'eau. Il était néanmoins intéressant de rappeler ici le travail de MARION, qui constitue la première contribution importante à l'étude bionomique d'une localité des côtes françaises de la Méditerranée. Ce travail renferme de nombreuses observations intéressantes et fournit d'utiles points de comparaison avec le peuplement de la région de Banyuls.

Vers la même époque, PICCONE (1883) publiait un résumé des connaissances acquises sur la répartition et l'écologie des algues marines.

Bien qu'il s'agisse d'un travail de floristique plutôt que de phyto-océanographie, il y a lieu de citer ici les recherches de J.-J. RODRIGUEZ (1888-1889) aux Baléares. Dans son catalogue, cet auteur fait connaître la végétation remarquablement riche qui existe à une profondeur relativement considérable autour de Minorque, et il donne,

(1) Il s'agit en réalité de prairies de Posidonies (*Posidonia oceanica*).

Source MNHN Paris

pour chacune des espèces, des indications précises sur les profondeurs où elles vivent.

Les mémoires de PRUVOT (1894-1898) marquent un important progrès en bio-océanographie et sont particulièrement intéressants à citer ici, puisqu'ils reposent sur des observations faites dans la région de Banyuls. Après avoir étudié la topographie et la bathylithologie des fonds (1894), PRUVOT consacre un premier mémoire (1895) à l'étude de la distribution des invertébrés marins dans la région de Banyuls. Dans ce travail, PRUVOT divise le fond de la mer en trois grandes régions : I. Région littorale; II. Région côtière; III. Région profonde. Ces trois régions sont elles-mêmes subdivisées en zones aux limites supérieures et inférieures assez imprécises, car, dit-il : « Partout nous avons trouvé les associations animales en rapport, non avec la profondeur absolue, mais la nature même des fonds, et, secondairement, avec les conditions physiques : repos ou agitation des eaux. » Enfin, chaque zone est divisée en « facies » : facies sableux, rocheux et vaseux selon la nature du fond.

Des trois régions : littorale, côtière et profonde, seule la première est habitée par des algues.

La région côtière, comprenant la zone de la vase côtière et des sables du large, est, dans la région de Banyuls, dépourvue d'algues, ainsi que la région profonde.

La région littorale « comprenant l'étroite bande soumise à l'agitation des vagues superficielles qui y empêchent le dépôt de la vase » est ainsi subdivisée par PRUVOT :

Région littorale
- 1° Zone subterrestre
- 2° Zone littorale...
  - *a)* Horizon supérieur.
  - *b)* Horizon moyen.
  - *c)* Horizon inférieur.

« La zone subterrestre est caractérisée par le fait que les êtres qui l'occupent passent la plus grande partie de leur vie réellement à sec, exposés à l'air et aux rayons du soleil »; elle comprend les rochers émergés et la surface supérieure des trottoirs d'algues calcaires.

La zone littorale de PRUVOT comprend toute la partie du fond, généralement immergée, qui s'étend jusqu'à la région côtière, c'est-à-dire jusqu'au point où commence à se déposer la vase, niveau d'ailleurs variable suivant la nature du littoral.

Dans la zone littorale, PRUVOT distingue les quatre facies suivants : sable pur des plages, sable fin couvert d'herbiers, trottoirs et roche vive couverte d'algues, ces différents facies étant caractérisés par des associations animales différentes.

Source MNHN Paris

La zone littorale est elle-même subdivisée en trois « horizons ». L'horizon supérieur s'étend depuis le niveau jusqu'à 2 ou 3 mètres de profondeur en moyenne, l'horizon moyen est particulièrement caractérisé par la présence des herbiers de Posidonies; enfin, l'horizon inférieur comprend les graviers à *Amphioxus* et les fonds coralligènes. La profondeur à laquelle se rencontrent ces fonds coralligènes est très variable; généralement localisés entre 30 et 40 mètres, ils peuvent remonter plus près du niveau, et PRUVOT les signale par une dizaine de mètres seulement dans l'anse de Paulilles, alors qu'ils descendent jusqu'à 70-80 mètres contre l'île Masa de Oro, à la pointe du cap de Creus.

L'idée principale qui se dégage du mémoire de PRUVOT est que la profondeur n'intervient que très secondairement dans la répartition des êtres marins, et qu'on ne peut l'utiliser pour diviser les fonds marins en zones naturelles; ces zones doivent être, au contraire, basées uniquement sur la composition des associations biologiques animales et végétales, qui caractérisent des zones d'étendue et de hauteur variables selon les points considérés, et qui coïncident souvent dans les grandes lignes avec les subdivisions fondées sur la nature physique du substratum telle que la révèlent les sondages.

Ce sont ces idées que devait développer PRUVOT deux ans après (1897), dans son mémoire classique sur les fonds et la faune de la Manche occidentale comparés à ceux du golfe du Lion. Dans ce travail, il insiste surtout sur la bionomie des côtes de la Manche et montre, en particulier, que la zone intercotidale ne constitue pas une unité bionomique, les conditions étant très différentes entre les stations situées à un niveau relativement élevé et qui découvrent tous les jours, et celles situées près du bas de l'eau et qui ne découvrent qu'exceptionnellement. PRUVOT établit enfin un parallélisme entre les différentes zones et horizons distingués dans la Méditerranée avec ceux qu'il décrit dans la Manche. C'est ainsi qu'il rapporte à la zone subterrestre les rochers couverts de Balanes et de *Pelvetia*. Dans la zone littorale, l'horizon supérieur est en particulier représenté, dans les facies rocheux, par les rochers couverts de *Fucus;* l'horizon moyen par les cailloutis à *Cystoseira*, et les rochers à *Himanthalia*. Enfin, il rattache à l'horizon inférieur les rochers couverts de Laminaires et les fonds graveleux à Bryozoaires, ainsi que le Maerl (fonds à *Lithothamnium calcareum*).

Le grand mérite de PRUVOT a été de substituer, en bio-océanographie, la notion de niveau bionomique à celle de niveau bathymétrique, ou de niveau cotidal, en montrant que la profondeur n'a pas l'importance prépondérante que lui avaient attribuée ses prédécesseurs

Source MNHN Paris

dans la distribution des êtres marins, et que la nature du substratum, l'agitation de l'eau et d'autres facteurs viennent détruire le parallélisme que l'on avait cru pouvoir établir entre les niveaux bathymétriques ou cotidaux et les niveaux occupés par tel ou tel être marin.

En 1901, Ch. FLAHAULT décrit, dans ses grandes lignes, la végétation marine des côtes françaises de la Méditerranée. Sa classification en zones superposées est inspirée de celle de PRUVOT et basée sur ses observations personnelles faites, en particulier, dans la région de Banyuls, qu'il avait explorée à plusieurs reprises.

FLAHAULT distingue les cinq zones suivantes :

a) *Zone halophile littorale.*

b) *Zone subterrestre* (au niveau moyen de la mer).

c) *Zone marine littorale* divisée en :

1. Horizon supérieur, découvert parfois sans interruption pendant plusieurs jours;
2. Horizon inférieur, toujours immergé jusqu'à 5 mètres de profondeur.

d) *Zone marine sublittorale* de 5 mètres de profondeur environ, à 200 mètres.

e) *Zone abyssale.* Végétation inconnue.

Pour chacune de ces zones, il indique les différentes *stations* représentées, qui correspondent à peu près aux facies de PRUVOT, et donne une liste des espèces les plus caractéristiques.

La zone halophile littorale n'appartient pas à la végétation marine proprement dite, et comprend seulement la flore, surtout constituée de phanérogames et de lichens, des falaises et des dunes, ainsi que celle des marais salants.

La distinction entre la zone subterrestre et l'horizon supérieur de la zone marine littorale est peu précise; c'est ainsi que FLAHAULT indique comme caractéristique de la zone subterrestre le *Porphyra leucosticta* et le *Nemalion lubricum*, que l'on retrouve ensuite cités parmi les caractéristiques de la zone littorale. Une partie de la zone subterrestre doit donc être comprise dans l'étage littoral tel que je le définirai plus loin.

K. TECHET (1906) donna une bonne description de la flore du golfe de Trieste accompagnée de remarques intéressantes, notamment sur les variations saisonnières de la flore. Etudiant la répartition verticale des algues, il admet trois régions principales : région supralittorale, région émergeante et région submergée, cette dernière étant subdivisée en deux sous-régions séparées par l'isobathe de 5 mètres. La

Source MNHN Paris

flore de l'Adriatique fut également étudiée par de nombreux auteurs qui, dans des travaux d'importance variable, complétèrent, à certains égards, les recherches de LORENZ et de TECHET. Citons en particulier : SCHILLER (1907-1915), SCHIFFNER (1916), TOBLER (1906), VOUK (1915), VATOVA (1928).

Il y a lieu de mentionner également les recherches de GINZBERGER (1925) et surtout celles d'ERCEGOVIC, qui portèrent leur attention sur la flore endolithe de l'étage supralittoral, composée surtout de Cyanophycées (Chroococcales et Chamaesiphonales en particulier).

Cette végétation endolithe trouve des conditions particulièrement favorables à son développement sur les côtes dalmates. On doit à ERCEGOVIC (1932) plusieurs travaux importants sur la composition floristique de cette végétation et une étude minutieuse des associations qu'il a cru pouvoir distinguer.

Ces recherches, dont certains détails ont été contestés, mériteraient d'être reprises dans d'autres régions de la Méditerranée; je n'y insisterai pas ici car, par suite de l'absence de rochers calcaires dans la région de Banyuls, ces algues font défaut dans cette région.

Les facilités de travail accordées aux botanistes par le Laboratoire Arago, à Banyuls, attirèrent plusieurs algologues dans cette région; j'ai déjà cité C. FLAHAULT, il convient de mentionner aussi le botaniste belge J. CHALON, qui fit connaître, par une note sommaire (1900), les principaux caractères de la flore de Banyuls, en insistant surtout sur la flore des algues calcaires, dont il avait confié la détermination à HEYDRICH.

Mais c'est surtout à C. SAUVAGEAU que nous devons d'importants renseignements écologiques sur la flore marine de Banyuls, qu'il a eu l'occasion d'observer souvent au cours de ses nombreux séjours au Laboratoire Arago.

Dans plusieurs de ses travaux sur la morphologie et le développement de Phéophycées de Banyuls, on trouve de précieux renseignements d'ordre écologique et phyto-océanographique. Son mémoire classique, *A propos des « Cystoseira » de Banyuls et de Guéthary*, est particulièrement important à cet égard. On y trouve, en effet, outre des renseignements inédits sur les conditions physiques et la flore marine de la région de Banyuls, une étude détaillée, à la fois systématique, morphologique et écologique des *Cystoseira* de la région de Banyuls, que l'auteur a étudiés pendant de longues années et aux différentes saisons. La place prépondérante qu'occupent les *Cystoseira* dans la végétation marine de la Méditerranée donne au mémoire de SAUVAGEAU un intérêt phyto-océanographique considérable.

Depuis le travail de MARION et la disparition des algologues

Source MNHN Paris

marseillais, DERBÈS, SOLIER, GIRAUDY, qui, aux alentours de 1850, étudièrent en détail, mais seulement au point de vue systématique et morphologique, la flore marine des environs de Marseille, cette région avait été un peu négligée des algologues.

Dans une étude générale de la flore du département des Bouches-du-Rhône, DECROCK (1914) réserve un chapitre à la flore marine de cette région. Après avoir passé en revue les différents facteurs écologiques influant sur la répartition des algues, DECROCK étudie la répartition des algues suivant le niveau où elles vivent. Sa classification est calquée sur celle de FLAHAULT, mais au lieu de conserver le terme de zone adopté par cet auteur, il emploie celui d'« étage », par analogie avec les étages de la végétation terrestre sur le flanc des montagnes. Il distingue donc quatre étages :

1) Etage subterrestre;
2) Etage littoral;
3) Etage sublittoral;
4) Etage abyssal.

Ces étages ont à peu près les mêmes limites que les zones homonymes de FLAHAULT. Dans chacun de ces étages, DECROCK établit des subdivisions, soit d'après le niveau, en distinguant dans l'étage littoral une ceinture littorale supérieure et une ceinture littorale inférieure correspondant aux deux « horizons » de FLAHAULT, soit d'après l'agitation de l'eau, la nature du substratum, l'éclairement, la concentration en sels, etc...

Pour chacune des stations considérées, il donne une liste des espèces classées en espèces dominantes, abondantes et clairsemées. Malheureusement, ces listes ne sont guère utilisables, car elles renferment, outre des indications d'espèces non méditerranéennes et manifestement mal déterminées (1) et des synonymes désuets, beaucoup de noms sans doute inédits et sans indication d'auteurs, puisés vraisemblablement dans des herbiers et qui doivent être des synonymes d'espèces bien connues (2). L'ensemble donne plutôt l'impression d'une compilation que d'une étude personnelle originale.

La seule chose à retenir du mémoire de DECROCK est l'adoption du terme d'étage pour désigner les subdivisions verticales du domaine marin, terme qui a l'avantage d'homogénéiser la nomenclature phytogéographique et phyto-océanographique en abandonnant le terme de zone, qui doit être pris dans un sens différent.

---

(1) Par exemple, *Hildenbrandtia rosea*, *Bryopsis Rosae*, *Derbesia marina*, *Griffithsia confervoides* et sans doute aussi : *Nitophyllum Hilliæ*, *laceratum* et *Gmelini*, etc...

(2) *Chrysymenia lactuca*, *Vaucheria mediterranea*, *Laurencia truncatiramea*, *Rivularia Mesogloiæ*, *Crouania implexa* et *intricata*, etc...

Source MNHN Paris

Ce terme d'étage a été d'ailleurs adopté également par les zoologistes, en particulier par SEURAT dans ses études bionomiques sur les côtes de la petite Syrte (1924, 1929, 1933), et celles d'Algérie (1927, 1935).

L'existence de marées importantes dans le golfe de Gabès a permis à SEURAT une étude détaillée des différents étages bionomiques de cette région. Il divise le « district littoral », seul représenté dans la Syrte mineure, en trois étages :

1) *Etage intercotidal* ou étage de balancement des marées;

2) *Etage littoral* jusqu'à la profondeur de 50 à 60 mètres, l'horizon supérieur de celui-ci étant la prairie de Posidonies et de Caulerpes;

3) *Etage côtier*, caractérisé par un éclairement beaucoup moins intense et un appauvrissement notable de la flore.

L'étage intercotidal est lui-même subdivisé en trois horizons :

1) Horizon supérieur correspondant à la zone subterrestre de PRUVOT;

2) Horizon moyen;

3) Horizon inférieur, caractérisé par sa végétation de Cymodocées.

Dans chacun de ces étages et de ces horizons, SEURAT distingue plusieurs facies selon la nature du substratum.

Etudiant également les côtes d'Algérie, il établit un parallélisme entre les divisions qu'il avait précédemment établies pour le golfe de Gabès et celles qu'il distingue aux environs d'Alger, où l'amplitude de la marée est beaucoup plus faible.

C'est ainsi que, dans le facies des rochers battus, il cite comme caractéristique de l'horizon supérieur de l'étage intercotidal un certain nombre d'algues : *Lithophyllum* (?) *Notarisii*, *Nemalion lubricum*, *Polysiphonia sertularioides*, *Tenarea tortuosa*, etc... Cette dernière espèce se retrouve également citée dans l'horizon moyen, avec le *Cystoseira mediterranea* (1). Enfin, l'étage littoral est caractérisé, en particulier, par la prairie de Posidonies.

En 1927, G. FUNK publie un important et volumineux travail sur la végétation marine du golfe de Naples, qui complète utilement le mémoire de BERTHOLD. Dans cette étude, FUNK décrit d'abord la végétation des différentes localités explorées à l'aide de très nombreux

(1) Il s'agit plutôt de *Cystoseira stricta* Sauv., le *C. mediterranea* Sauv. paraissant ne pas exister en Algérie.

Source MNHN, Paris

relevés. Ceux-ci auraient gagné à être groupés d'une manière synthétique, ce qui, en évitant beaucoup de répétitions, aurait rendu plus claire la signification des associations distinguées par cet auteur.

Après avoir fait quelques intéressantes remarques sur l'écologie des algues marines, FUNK tente de grouper celles qui constituent la végétation du golfe de Naples en un système de « formations » et d'« associations » selon le tableau suivant :

a) *Formation de petites algues mélangées.*

A. De la ceinture littorale.

1. Dans les eaux impures (région des ports).

a) Régions battues.

. fortement éclairées. — 1. *Bangia-Enteromorpha-Corallina.*

.. ombragées. — 2. *Hildenbrandtia-Grateloupia Cosentinii.*

b) Dans les eaux calmes.

. fortement éclairées. — 3. *Ulva-Gigartina-Chaetomorpha.*

.. ombragées. — 4. *Nitophyllum punctatum, Codium elongatum, Sebdenia.*

2. Dans les eaux pures (extérieur du golfe).

a) Régions battues.

. fortement éclairées. — 5. *Nemalion, Laurencia papillosa.*

.. ombragées. — 6. *Phyllophora palmettoides, Valonia utricularis.*

b) Eaux calmes.

. fortement éclairées. — 7. *Enteromorpha Linza, Cladostephus, Laurencia obtusa.*

.. ombragées. — 8. *Halimeda tuna, Codium tomentosum.*

... grottes. — 9. *Plumaria, Halopteris.*

B. Des moyennes et grandes profondeurs. — 10. *Halimeda platydisca, Vidalia, Phyllophora nervosa.*

b) *Formation de buissons de Cystoseira.*

A. De la ceinture littorale.

1. Dans les eaux impures.

a) Région battue. — 11. *Cystoseira abrotanifolia.*

Source MNHN Paris

b) Dans les eaux calmes.	12. *Cystoseira abrotanifolia, barbata, Sargassum linifolium.*
2. Dans les eaux pures.	
a) Région battue.	13. *Cystoseira mediterranea.*
b) Dans les eaux calmes.	14. *C. barbata.*
B. De la région profonde.	
1. Dans les eaux impures.	15. *C. discors.*
2. Dans les eaux pures.	16. *C. Montagnei, Sargassum Hornschuchii.*
	17. *C. dubia.*

c) *Formations de prairies sur sol sableux ou vaseux.*

A. Phanérogames.	
1. Sur sable :	18. *Posidonia.*
2. Sur vase :	19. *Zostera.*
B. Algues.	
1. Sur sable :	20. *Gracilaria confervoides.*
2. Sur vase :	21. *Caulerpa.*

d) *Formations d'algues calcaires.*

A. De la ceinture littorale.	
1. Seulement en eau pure :	22. *Lithothamnion tortuosum, Lenormandi.*
2. A l'intérieur et à l'extérieur du golfe :	23. *Corallina mediterranea, Lithothamnion incrustans.*
B. Des moyennes et grandes profondeurs.	
1. Sur fonds rocheux.	24. *Lithophyllum expansum f. genuina.*
2. Sur fonds meubles.	25. *Lithothamnion Philippii.*
a) fonds coquilliers :	26. *Lithophyllum racemus.*
b) fonds de galets :	27. *Lithophyllum incrustans.*
c) boules mamelonnées creuses :	28. *Peyssonnelia polymorpha, Lithothamnion Philippii.*
3. Sur fonds de sable.	29. *Lithothamnion fruticulosum, calcareum.*

Source MNHN Paris

e) *Formations mêlées d'animaux et de plantes fixées.*

A. Sur fonds de vase.

B. Sur galets de Pozzuoli.

C. Sur rochers.

30. Bryozoaires.

31. Ascidies.

32. Coraux.

33. Eponges.

f) *Amas déchirés et arrachés d'algues et autres plantes* (1).

34.

Le groupement de ces diverses associations en formations ne me paraît pas une innovation heureuse; ces formations sont caractérisées tantôt par la nature des algues associées (petites algues [*Kleintange*], *Cystoseira*, algues calcaires), tantôt d'après la nature du substratum (formations de prairies sur sol sableux ou vaseux), tantôt, enfin, d'après la nature des animaux associés aux algues. Cette classification est défectueuse, non seulement par son hétérogénéité, mais encore par le fait que petites algues, *Cystoseira*, et algues calcaires, par exemple, ne vivent généralement pas isolées les unes des autres, mais font souvent partie, ensemble, d'une même association.

Malgré ses imperfections, le travail de FUNK constitue une contribution importante à l'étude de la végétation de la Méditerranée, et dans laquelle on trouve un grand nombre de renseignements utiles.

On doit toutefois regretter qu'au point de vue systématique, FUNK n'ait pas cru devoir donner des descriptions précises des espèces signalées sans aucune diagnose par BERTHOLD, et qu'il a eu l'occasion de retrouver, mais encore qu'il ait lui-même augmenté le nombre de ces *nomina nuda*, qui demeurent des énigmes pour les algologues qui ne peuvent aller à Naples, où les échantillons doivent être conservés.

En 1929 parut un important mémoire de G. OLLIVIER sur la flore marine de la Côte d'Azur, travail malheureusement inachevé par suite de la mort prématurée de son auteur.

Dans ce travail, OLLIVIER donne une bonne étude des différents facteurs de la répartition des algues, qu'il divise en facteurs physiques: *a)* profondeur et pression; *b)* émersion ; *c)* composition de l'eau ; *d)* lumière; *e)* température; *f)* agitation de l'eau; *g)* substratum; facteurs biologiques externes, facteurs spécifiques et facteurs historiques.

Pour la distinction des différentes stations occupées par les algues, il adopte les principales divisions horizontales et verticales proposées

(1) Ce groupement comprend les végétaux saprophytes, qui se développent sur les algues, et les Posidonies rejetées en épave et qui sont représentées presque exclusivement par des Bactéries sulfureuses.

Source MNHN Paris

par PRUVOT, ainsi que leur division en facies (rocheux, sableux, vaseux), mais il repousse la distinction dans ces différents facies des « modes » (battus, semi-battus, abrités, etc.) proposés par DE BEAUCHAMP (1914). Cette superposition des modes aux facies réintroduisant, selon lui, l'agitation de l'eau comme facteur nouveau, bien que ce facteur ait déjà été implicitement employé pour la distinction des facies, ce qui surchargerait inutilement la classification des facies en lui enlevant beaucoup de netteté. Il divise donc les facies de PRUVOT en sous-facies, dont la distinction repose sur la notion de vitesse actuelle d'érosion et de sédimentation.

Sa classification est la suivante :

I. *Zone littorale.*

a) Facies rocheux :

1. Sous-facies rocheux d'érosion : roche dépourvue de sédiments.
2. Sous-facies rocheux de sédimentation : roche plus ou moins couverte de sédiments.
3. Sous-facies rocheux malpropre : roche recouverte de matières organiques.

b) Facies des sédiments grossiers.

c) Facies sablo-vaseux et vaso-sableux.

d) Facies sapropélique.

II. *Zone côtière.*

Facies vaseux.

Ainsi que je l'ai déjà indiqué (ch. III), on ne constate pas toujours un parallélisme aussi étroit que l'indique OLLIVIER entre la nature du substratum et l'intensité de l'agitation de l'eau, et la distinction en « modes » proposée par DE BEAUCHAMP mérite, me semble-t-il, d'être conservée.

Dans le sous-facies rocheux d'érosion de la région littorale, le seul étudié en détail dans son travail, OLLIVIER distingue un horizon supérieur correspondant à mon étage littoral, un horizon moyen depuis le niveau des plus basses mers jusqu'aux fonds coralligènes, et un horizon inférieur.

Il décrit, en détail, les associations caractéristiques de ces divers horizons et fait d'intéressantes observations sur les rapports entre la végétation et le « profil d'érosion » de la côte. La partie systématique renferme de nombreux documents intéressants sur la biologie des

Source MNHN, Paris

algues de la région étudiée. Ce travail est accompagné de cartes indiquant sommairement la répartition des différents types de végétation.

L'intérêt de ce mémoire fait vivement regretter que son auteur n'ait pu l'achever complètement, mais, tel qu'il est, il constitue une contribution importante à la phyto-océanographie de la Méditerranée.

Plus récemment, L. BERNER (1931) a publié une *Contribution à l'étude sociologique des algues marines dans le golfe de Marseille*, où il tente de décrire, en partie, la végétation marine de cette région, en adoptant les méthodes phyto-sociologiques en vogue, et surtout en s'inspirant, peut-être un peu trop aveuglément, des directives exposées par BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD, dans leur *Vocabulaire de Sociologie végétale* (1928). Les résultats n'en sont pas très heureux, et ce n'est sans doute pas ce travail qui encouragera les phyto-océanographes à adopter les méthodes et le vocabulaire compliqués utilisés par les phytosociologues pour des recherches sur les plantes terrestres, et qui demandent, pour être appliqués aux végétaux marins, d'être modifiés en vue de cette étude.

Enfin, dans un mémoire sur les algues marines de Cherchell (1931), j'ai étudié sommairement les conditions du milieu et les associations végétales marines des étages supralittoral, littoral et infralittoral supérieur de cette région d'Algérie, dont la végétation présente de nombreuses analogies avec celle de la côte des Albères.

Rappelons, enfin, que la Mer Noire dont la végétation marine, par suite de conditions océanographiques spéciales, est assez particulière, a été l'objet de divers travaux de la part des algologues russes et roumains. Citons en particulier ceux de WORONICHIN (1908), de Mme MOROSEWA-WODJANITKJA (1930) et de Mlle M. CELAN (1935, 1936).

Le tableau suivant (Tableau V) indique la concordance des différents systèmes de classification bionomique proposés par divers auteurs.

Source MNHN, Paris

TABLEAU V

Concordance des différents systèmes de classification des étages de la végétation marine de la Méditerranée

E. Forbes, 1842	Lorenz, 1863	Ardissone et Strafforello, 1877	Pruvot, 1895	Flahault, 1901	Seurat, 1924	Feldmann
	I. Région supralittorale.		Zone subterrestre.	Zone subterrestre.	Étages intercotidal: Horizon supérieur.	Etage supralittoral.
Niveau moyen des basses mers	II. Région littor. émergée	Zone I — Sous-zone I.	Région littorale — Zone littorale: Horizon supérieur.	Zone marine littorale: Horizon supér^r.	Horizon moyen.	Etage littoral.
Région I.	III. Région littorale immergée.	Zone I — Sous-zone II. Sous-zone III.	Horizon moyen.	Horizon infér^r.	Horizon inférieur.	Etage infralittoral supér^r.
Région II.	IVe Région.	Zone II				
Région III.	Ve Région.					
Région IV.			Horizon inférieur.	Zone marine sublittorale.	Etage littoral.	Etage infralittoral infér^r.
Région V.		Zone III				
Région VI.	VIe Région.					
Région VII.						
			Limite inférieure de la végétation			
Région VIII.			Région côtière.	Zone abyssale.	Etage côtier.	Etage élittoral.

Source : MNHN Paris

CHAPITRE X

LES DIVISIONS BIONOMIQUES ET LES GROUPEMENTS VEGETAUX MARINS

A. — Divisions bionomiques

On peut, avec Pruvot (1896, p. 574), diviser au point de vue bionomique le domaine marin en trois « systèmes » caractérisés par une similitude des conditions générales d'existence des êtres vivants qui s'y rencontrent. De ces trois systèmes : *système littoral*, *système abyssal* et *système pélagial*, le premier seul nous intéresse ici; le second, qui comprend tout le fond des océans situé au-dessous du système littoral, est caractérisé par l'absence de lumière et, par conséquent, de végétaux autotrophes. Le système pélagial ne comprend que des êtres planctoniques (animaux et végétaux) qui sortent également du cadre de cette étude.

Le système littoral est, d'après Pruvot, « l'étroite bande de plateau continental bordant les terres immergées jusqu'à la profondeur de 200 ou 250 mètres environ... Il a, comme caractères primaires, commandant sa faune spéciale, la présence du sol sous-marin et de la lumière du jour, qui permet la vie des végétaux... auxquels il faut ajouter l'amplitude considérable des oscillations saisonnières et autres dans les conditions physiques. »

Mais les conditions physiques sont loin d'être homogènes dans toute l'étendue du système littoral, et il y a lieu d'établir dans cet ensemble des subdivisions.

J'ai indiqué, dans le tableau V, les principales subdivisions du système littoral proposées pour la Méditerranée par divers auteurs; on voit que l'accord est loin de régner entre eux. Pour les mers à marées et pour l'Atlantique nord, les classifications sont encore plus nombreuses.

Si les divisions du système littoral sont très diverses, les noms qu'on leur attribue sont également très variés selon les auteurs. Les premiers phytogéographes, Œrstedt, J.-G. Agardh, etc., ont adopté le terme région, terme qui est conservé par des auteurs plus

Source MNHN Paris

récents comme KJELLMAN (1878) et COTTON (1912). Plus récemment, le terme de zone a semblé l'emporter et a été adopté par plusieurs auteurs. FLAHAULT (1901), à la suite de PRUVOT, a adopté ce terme et en a donné la définition suivante : « Ce mot est appliqué aux étages de la végétation superposés en altitude (zone alpine, subalpine) et en profondeur (zone halophile littorale, marine littorale, sublittorale, abyssale), présentant d'une manière générale des tranches plus ou moins horizontales de même caractère phytogéographique. » Depuis, le terme de zone a été abandonné par les phytogéographes pour la subdivision en tranches plus ou moins horizontales de la végétation des montagnes, pour lesquelles ils ont adopté le terme d'étage. Néanmoins, certains auteurs comme BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD (1928) continuent à appliquer le terme de zone aux « ceintures de végétation sur les rivages de l'Océan, les berges ou les rives des lacs, des grands fleuves, etc. ». De même, GAUSSEN (1933) conserve le terme de zone pour la « zone littorale », comme l'avait fait également OLLIVIER (1929).

Le terme d'étage me paraît néanmoins préférable à celui de zone pour désigner les subdivisions principales du système littoral. Ce terme a d'ailleurs déjà été employé dans ce sens en phyto-océanographie, en particulier par DECROCK (1913) et par SEURAT (1923).

DU RIETZ (1930) a adopté le terme de « Stufe », traduction allemande du mot étage.

Quant aux termes de zone et de région, il y a lieu, à l'exemple des phytogéographes, de réserver leur emploi à la désignation des divisions chorologiques du globe terrestre, en adoptant les définitions qu'en a données SETCHELL (1917) :

« Une zone constituant l'ensemble des régions marines d'un même hémisphère, dont la température du mois le plus chaud est comprise dans un intervalle de 5°. »

C'est ainsi qu'on peut distinguer, avec SETCHELL (1914), dans l'hémisphère nord :

— Une zone arctique (Upper Boreal zone de SETCHELL) limitée au sud par l'isotherme estival (isothère) de		10°
— Une zone boréale comprise entre les isothères de. .		10-15°
— Une zone tempérée nord	—	15-20°
— Une zone subtropicale	—	20-25°
— Une zone tropicale	—	25-30°

La région marine constituant une simple subdivision géographique dans une zone, c'est ainsi qu'on pourra parler de la région méditerranéenne de la zone subtropicale nord.

Source : MNHN, Paris

Dans certains cas, il peut être nécessaire de distinguer des subdivisions dans chaque étage. Dans ce cas, on peut adopter le terme d'horizon employé en particulier par PRUVOT, FLAHAULT et SEURAT.

DES ABBAYES (1934, p. 182) a adopté comme subdivision de l'étage le terme d'« échelon », qui lui-même peut être subdivisé en horizons.

Le terme de ceinture, synonyme étymologiquement du mot zone, pourra être adopté comme subdivision d'un étage ou d'un horizon, pour qualifier une association formant une bande bien délimitée caractéristique d'un niveau déterminé. Ex. : Ceinture à *Rissoella verruculosa* de l'étage littoral, Ceinture à *Pelvetia canaliculata* de l'horizon supérieur de l'étage littoral, etc...

Etages

Le « système » littoral tel que l'a défini PRUVOT peut être divisé en cinq étages :

Etage supralittoral.
Etage littoral.
Etage infralittoral supérieur.
Etage infralittoral inférieur.
Etage élittoral.

L'étage supralittoral comprend la partie du rivage habituellement exondée, mais plus ou moins mouillée par les vagues et les embruns lors des tempêtes. La faune, très réduite, est composée d'animaux redoutant l'immersion, mais que leur besoin d'humidité empêche de s'éloigner du voisinage de la mer. C'est le cas des Lygies (*Lygia italica*) sur les côtes rocheuses, et des Talitres (*Talitrus saltator*) sur les plages de sable.

La flore de l'étage supralittoral est constituée d'espèces qui, bien que ne pouvant vivre loin de la mer, ne supportent pas non plus une immersion prolongée.

La limite supérieure de cet étage est très variable; très élevée relativement, au-dessus du niveau de la mer, dans les régions où l'humidité atmosphérique est forte, elle est beaucoup plus basse dans la Méditerranée. Aux environs de Banyuls, on peut fixer sa limite supérieure extrême, et d'ailleurs rarement atteinte à environ 3 mètres au-dessus du niveau moyen. C'est la hauteur maxima atteinte par le *Verrucaria symbalana* Nyl., sur la face exposée au nord des rochers très battus.

En règle générale, la limite supérieure de cet étage peut être fixée (sauf le long des hautes falaises verticales dépourvues de végétation) à la limite inférieure atteinte par les phanérogames halophiles.

Source MNHN Paris

La limite inférieure de l'étage, très nette dans les stations calmes des mers sans marées appréciables, où elle coïncide presque avec le niveau moyen de la mer, est beaucoup moins précise sur les côtes des mers à marées, ainsi que dans les stations battues de la Méditerranée, où l'existence du ressac permet à la végétation littorale de s'élever au-dessus du niveau moyen. Cette limite est très variable, on peut la fixer, à Banyuls, au niveau inférieur atteint par le *Verrucaria symbalana*, et au niveau supérieur des Chtamales et des *Bangia*, qui appartiennent à l'étage littoral.

Les limites de l'**étage littoral** sont également difficiles à définir clairement, car les auteurs n'attribuent pas tous au terme littoral la même signification. Pour la plupart des auteurs, l'étage (ou zone) littoral correspond à peu près à la zone intercotidale d'autres auteurs, en restreignant toutefois, à la suite de PRUVOT, les limites de cette « zone » aux régions soumises aux alternatives biquotidiennes ou tout au moins fréquentes d'émersion et d'immersion.

Ainsi que l'a montré PRUVOT, les parties de la côte qui n'émergent qu'aux marées d'équinoxe, c'est-à-dire quelques heures, deux fois par an, ne diffèrent guère par leur flore et leur faune de celles situées plus bas et ne découvrant jamais. Elles ne doivent donc pas être rattachées à l'étage littoral, mais au sublittoral. Pour les côtes de la Manche, on s'accorde, en général, à faire coïncider la limite inférieure de l'étage littoral avec celle qui sépare l'association à *Fucus serratus* des associations à Laminaires.

Néanmoins, certains auteurs, surtout zoologistes, font descendre beaucoup plus bas le littoral, en y comprenant ce que j'appelle l'étage infralittoral. Dans la Méditerranée, en particulier, où l'étage « intercotidal » est très étroit, beaucoup d'auteurs attribuent au littoral des stations toujours immergées. Il en est de même dans la Baltique, où les marées sont de très faible amplitude.

SERNANDER (1917, p. 90) a parfaitement caractérisé l'étage littoral, qu'il définit comme situé au-dessous du niveau moyen des hautes mers, et laissé découvert régulièrement pendant les basses mers, ou, dans les mers sans marées, par le ressac dû aux vagues, aux tempêtes et aux courants. Néanmoins, il faut considérer comme appartenant à l'étage littoral les régions situées au-dessus du niveau des hautes mers, mais qui sont néanmoins constamment humides, ce qui a lieu dans les grottes ou dans le cas de rochers poreux ou recouverts de Chtamales, où l'eau monte par capillarité.

Dans ces conditions, il y a lieu de considérer ce que KYLIN (1918, p. 67) nomme la ligne physiologique de haute mer, terme critiqué par SJÖSTEDT (1928, p. 4), qui a proposé de le remplacer

Source : MNHN, Paris

par celui de « litus line », ligne qui coïnciderait avec la limite inférieure de l'association à *Verrucaria maura*.

A Banyuls, la limite supérieure de l'étage littoral, qui, dans les stations tout à fait calmes, coïncide presque avec le niveau supérieur moyen de la mer, peut être fixée, dans les stations battues, à la limite supérieure atteinte par le *Bangia fusco-purpurea* qui, dans certains cas, remonte jusqu'à 1 m. 50 au-dessus du niveau, sur les rochers lisses fortement battus et dont la limite supérieure coïncide avec celle de l'atteinte des vagues pendant les tempêtes, au cours de sa période de végétation (hiver et printemps). Sur les rochers moins abrupts et à surface plus irrégulière, la limite de l'étage littoral est celle atteinte par le cirripède *Chtamalus stellatus*, qui, bien que pouvant vivre très longtemps émergé (pendant 140 jours consécutifs, suivant MONTEROSSO, 1929), ne peut néanmoins se développer qu'à la faveur d'immersions plus ou moins espacées. Ses larves pélagiques et son mode de nutrition ne lui permettent pas de s'élever dans les stations que les vagues n'atteignent qu'exceptionnellement. La limite inférieure de l'étage littoral est fixée par le niveau occupé par les algues qui ne sont pas soumises habituellement à l'émersion, et qui ne la supportent pas lorsqu'un abaissement plus grand du niveau de la mer les laisse à sec quelque temps.

L'**étage infralittoral** est caractérisé par l'immersion constante. Cet étage est généralement qualifié de sublittoral par la plupart des auteurs, mais je crois préférable d'adopter le terme infralittoral, qui présente plus d'analogie avec supralittoral. Il y a lieu, d'ailleurs, de remarquer que le mot sublittoral est parfois employé par les phytogéographes dans un sens tout à fait différent, pour désigner la région terrestre située au voisinage de la mer au delà et à l'intérieur de la « zone halophile terrestre » (1).

A Banyuls, la limite supérieure de l'étage infralittoral est marquée, sur les rochers battus, par celle de l'association à *Cystoseira mediterranea*. Ce *Cystoseira*, qui couvre d'une végétation dense et continue les rochers battus jusqu'à quelques mètres de profondeur, s'arrête brusquement vers le haut à un niveau horizontal, qui correspond au niveau habituellement atteint par les basses mers. Il peut arriver, exceptionnellement, que, par suite d'un abaissement plus considérable du niveau, les individus de *Cystoseira mediterranea* situés le plus haut se trouvent exondés, mais ce fait se produit rarement, et les

(1) Les termes de littoral et de sublittoral étant employés tantôt pour les étages de végétation marine et terrestre, il serait, me semble-t-il, préférable, pour éviter toute confusion, d'adopter le terme d'*étage adlittoral* employé par JOHNSON et SKUTCH (1928) pour la « zone halophile littorale » de FLAHAULT et de CHERMEZON, et celui d'étage paralittoral pour la « zone littorale paralienne » de CHERMEZON (1920), ou zone sublittorale de certains phytogéographes.

Source : MNHN, Paris

individus qui se trouvent ainsi exposés à l'air ne survivent généralement pas à cette émersion, pour peu qu'elle soit de quelque durée.

On peut diviser l'étage infralittoral en un étage infralittoral supérieur et un étage infralittoral inférieur. On a vu, dans les chapitres précédents, que les conditions physiques et la végétation variaient considérablement selon la profondeur, ce qui justifie cette division. Mais la limite entre ces deux étages infralittoraux, supérieur et inférieur, est située, selon les stations, à des niveaux très variables, et le passage graduel de la flore de surface à celle de profondeur rend souvent cette limite imprécise. Très voisine du niveau (parfois moins de 1 mètre) dans les grottes et sous les surplombs des rochers battus, elle descend, au contraire, beaucoup plus bas dans les stations calmes et bien éclairées.

Pratiquement, on peut fixer à 5 à 10 mètres de profondeur la limite qui sépare l'étage infralittoral supérieur de l'étage infralittoral inférieur. C'est vers ce niveau, en effet, que disparaissent la plupart des espèces photophiles, localisées au voisinage du niveau, et qu'apparaissent les espèces caractéristiques des stations profondes.

Enfin, on peut réserver le terme d'**étage élittoral**, proposé d'abord par KJELLMAN, pour désigner les parties du fond de la mer qui succèdent en profondeur à l'étage infralittoral inférieur, et qui sont pratiquement dépourvues de végétation. Cet étage correspond à la région côtière de PRUVOT. La limite supérieure de l'étage élittoral, coïncidant avec la limite inférieure de l'étage infralittoral inférieur, est très variable selon les régions, pouvant atteindre et même dépasser 150 mètres dans certains points de la Méditerranée. Dans la région de Banyuls, elle est située environ à 40 mètres de profondeur, qui marque la limite supérieure de la vase dépourvue de végétation.

Cuvettes

Dans l'étage littoral et supralittoral, on observe souvent des cavités rocheuses plus ou moins profondes et plus ou moins étendues, remplies d'eau de mer, qui constituent les cuvettes ou flaques (rock-pools et tide-pools des auteurs anglais).

Bien que situées généralement au-dessus du niveau, les algues qui y vivent étant toujours immergées, se trouvent dans des conditions différentes de celles fixées sur les rochers émergés au même niveau; il semblerait donc logique, à priori, de considérer toutes ces cuvettes comme appartenant à l'étage infralittoral supérieur. Néanmoins, les conditions physiques qui règnent dans ces cuvettes, par suite de l'absence ou de la rareté du renouvellement de l'eau, sont assez particu-

Source : MNHN, Paris

lières pour qu'il soit préférable de considérer certaines de ces cuvettes comme appartenant à l'étage littoral, et même supralittoral.

On peut donc distinguer, avec T. GISLEN (1930, II, p. 5), trois types de cuvettes :

Le premier type est constitué par les cuvettes situées le plus bas dans l'étage littoral, et communiquant normalement avec la mer libre par un chenal toujours ouvert ou séparées d'elle par un seuil peu élevé, que peuvent franchir facilement les vagues du ressac dans les stations battues. Les caractères physico-chimiques (température, salinité, pH, teneur en oxygène) de l'eau de ces cuvettes ne sont pas sensiblement différents de ceux de l'eau de mer libre dans les stations peu profondes. La salinité et le pH sont à peu près les mêmes, seule la température y subit des variations de plus grande amplitude; mais de telles variations s'observent aussi en mer libre, dans les stations calmes et très peu profondes. La végétation de ces flaques a beaucoup d'analogie avec celle de l'étage infralittoral supérieur : on y observe des *Cystoseira* ainsi que de nombreuses espèces de Phéophycées et Rhodophycées caractéristiques des stations calmes, qui, grâce à l'abri qu'elles trouvent dans les cuvettes, peuvent se rencontrer même en des points particulièrement battus.

Ces cuvettes correspondent à ce que DE VIRVILLE et moi avons précédemment appelé « flaques à Phéophycées et à Floridées »; on peut les qualifier de *cuvettes infralittorales*. Généralement situées au niveau de la mer, avec laquelle elles communiquent largement, elles peuvent se trouver à un niveau un peu plus élevé dans les stations fortement battues, où le ressac les atteint et permet un renouvellement plus ou moins régulier de l'eau qu'elles contiennent.

Un second type de cuvettes est constitué par celles qui, situées au-dessus des cuvettes infralittorales, sont complètement isolées de la mer par temps calme, et dont l'eau ne se renouvelle que lors des tempêtes. Dans ces conditions, l'eau qu'elles contiennent subit des modifications importantes. En été, la salinité et la température s'élèvent notablement, alors qu'en hiver la température s'abaisse au-dessous de celle de la mer libre, et les pluies entraînent une dessalure notable de l'eau de ces cuvettes.

Bien que le renouvellement de l'eau de ces cuvettes soit relativement peu fréquent, il est néanmoins assez régulier pour qu'une flore d'algues fixées puisse s'y établir et y persister assez longtemps. Cette flore est constituée surtout d'algues vertes, euryhalines et eurythermes (*Enteromorpha*, *Cladophora*, *Chaetomorpha*, etc.), qui, par leur actif métabolisme, élèvent considérablement le pH de l'eau de ces cuvettes.

Source : MNHN, Paris

Celles-ci correspondent à ce que nous avions appelé « flaques à Chlorophycées » (FELDMANN et DE VIRVILLE, 1933, p. 628).

Bien que les algues vivant dans ces cuvettes soient toujours immergées, les conditions biologiques où elles se trouvent sont très différentes de celles de l'étage infralittoral; la vie n'y est possible que pour des espèces particulièrement résistantes, qui s'y trouvent exposées, comme les algues littorales, à des conditions biologiques dépendant intimement du climat aérien (température de l'air, pluies entraînant une dessalure de l'eau, etc.). On peut donc qualifier ces cuvettes de cuvettes littorales.

Enfin, à un niveau plus élevé que les cuvettes littorales, parfois même plus haut que les limites de l'étage supralittoral, on trouve d'autres cuvettes, généralement de faible étendue, qui constituent les cuvettes supralittorales. On peut en distinguer deux types :

Les unes sont temporaires, remplies d'eau de mer lors des fortes tempêtes. Selon la saison, elles évoluent vers un type de cuvettes à eau presque douce, par suite de la dessalure produite par les pluies, ou vers un type à eau de plus en plus concentrée, allant jusqu'à la cristallisation du sel et l'évaporation complète. Ces deux modes d'évolution peuvent d'ailleurs se combiner ensemble au cours de l'évolution d'une même cuvette. La flore de ces cuvettes est constituée par des organismes à évolution rapide et adaptés aux conditions très particulières qu'ils y rencontrent. Ce sont surtout des algues unicellulaires (Volvocales et Protococcales) associées le plus souvent à d'autres protistes, qui se succèdent dans une même cuvette au fur et à mesure que la salinité varie.

Tous les intermédiaires existent d'ailleurs entre les cuvettes à forte salinité allant jusqu'à la saturation et la cristallisation des sels, et les cuvettes de plus en plus dessalées; dans certaines même, l'eau qu'elles contiennent peut être considérée comme pratiquement douce. Dans ces dernières, la flore ne renferme plus d'espèces marines ou même halophiles; on n'y rencontre plus que les espèces banales des cuvettes rocheuses temporaires, remplies d'eau de pluie, loin de la mer. A Collioure, sur la presqu'île de Saint-Vincent, des cuvettes de ce type renfermaient, fin juillet 1933, à peu près uniquement des *Scenedesmus quadricauda* en quantité extraordinaire.

D'autres cuvettes supralittorales sont plus ou moins permanentes et alimentées par des suintements continus d'eau douce, au moins pendant la saison pluvieuse. Dans ce cas, leur flore est formée d'espèces spéciales aux eaux saumâtres (Cyanophycées en particulier), qui ne réclament qu'une faible teneur en sels. Ces cuvettes sont situées généralement plus haut que les précédentes, et ne sont guère alimentées

Source MNHN Paris

en eau de mer que par les embruns et non par les vagues, qui ne les atteignent généralement pas. Leur flore appartient à peine à la végétation marine.

Les facies et les modes

Dans un même étage, les conditions physiques sont loin d'être toujours identiques, et l'on peut distinguer dans chacun d'eux des facies déterminés.

Ce terme a été introduit en bioocéanographie par WALTHER (1893), et adopté par PRUVOT (1894) et ORTMANN (1896) dans un sens assez comparable à celui que lui donnent les géologues (1).

Bien que le terme de facies soit employé dans un sens tout à fait différent par les phytogéographes modernes, son emploi courant en phyto-océanographie milite en faveur de sa conservation. Les bioocéanographes et les phytogéographes ont généralement travaillé indépendamment les uns des autres, et sans se préoccuper beaucoup de mettre en accord leurs terminologies respectives. Bien que ces divergences de nomenclature soient regrettables et qu'elles doivent être évitées le plus possible, je crois que l'emploi du terme *facies* dans le sens bioocéanographique habituel s'impose ici.

PRUVOT (1896, p. 577) a défini les facies comme étant « les différenciations locales du fond ou du milieu dans le sens horizontal ». Plus récemment, DE BEAUCHAMP (1914, I, p. 30) a restreint un peu la signification de ce terme, en lui donnant une signification plus précise : « Le facies, dit-il, comprend exclusivement, pour moi, les variations du substratum, surtout dans son état de division. » C'est ainsi qu'il distingue, dans la région de Roscoff (1914, II, p. 253), deux facies : facies rocheux et facies non rocheux; le premier étant subdivisé en plusieurs sous-facies : roche compacte, blocs détachés, grottes, cuvettes; et le facies non rocheux en : vase et sable vaseux, sables purs et légèrement vaseux, graviers sableux et vaseux, cuvettes de sable et cuvettes à fond de gravier.

De plus, dans chaque facies, DE BEAUCHAMP distingue différents modes qu'il définit comme étant « les variations du milieu liquide dans sa composition et son agitation ». C'est ainsi qu'il distingue des modes : saumâtre, demi-saumâtre, très abrité, abrité, battu et très battu.

OLLIVIER (1929), estimant la distinction des modes de DE BEAUCHAMP inutile, a adopté le terme de facies dans le sens large que lui donnait PRUVOT. Il divise le facies rocheux en trois sous-facies

(1) Antérieurement, LORENZ (1863) avait déjà employé le terme de facies dans un sens différent. Pour lui, il était à peu près synonyme d'association.

Source MNHN Paris

établis d'après l'influence de l'agitation de l'eau, comme les modes de De Beauchamp. C'est ainsi qu'il distingue :

1) Le sous-facies rocheux d'érosion caractérisé par l'absence de sédiments mobiles;
2) Le sous-facies rocheux de sédimentation sableuse : roche plus ou moins recouverte de sable;
3) Le sous-facies rocheux de sédimentation vaseuse : roche recouverte de vase et de détritus organiques.

Le terme de mode ne me paraît pas mériter les critiques que lui adresse Ollivier (1929, p. 66). C'est à tort qu'il considère que la subdivision des facies en modes « réintroduit l'agitation de l'eau comme facteur nouveau, alors qu'elle est déjà l'élément principal de la distinction des facies ». S'il y a parfois un certain parallélisme entre la nature du substratum (rocheux, sableux ou vaseux) et l'intensité de l'agitation de l'eau, ce parallélisme est loin d'être absolu, et l'on peut observer des côtes rocheuses dans le mode très abrité, alors que les facies sableux et vaseux peuvent présenter des modes battus.

La classification des stations en facies et modes telle qu'elle a été proposée par De Beauchamp me paraît donc mériter d'être conservée.

Les groupements végétaux marins

Les indications d'étage, de facies et de mode telles qu'elles ont été définies plus haut permettent de caractériser biologiquement les différentes stations occupées par les végétaux marins. Dans chacune de ces stations peuvent se rencontrer un ou plusieurs groupements végétaux (associations), caractérisés par une composition floristique analogue dans les différentes localités d'une même région florale. Parmi les espèces constituant ces associations, certaines font défaut ou sont plus rares dans les groupements voisins, elles constituent les caractéristiques de l'association. Souvent, l'une de ces caractéristiques domine par sa taille ou l'abondance de ses individus, elle peut alors servir à nommer l'association à laquelle elle appartient.

Bien que d'un usage très ancien en phytogéographie, puisque le terme d'association a été adopté dès 1801 par A. de Humboldt, la signification de ce mot a beaucoup varié suivant les auteurs. En phyto-océanographie, en particulier, le terme d'association a été employé à peu près dans le sens moderne, en 1863, par Lorenz, pour caractériser les groupements de végétaux et d'animaux marins du golfe de Quarnero. Ce même auteur fait un fréquent usage du suffixe *-etum*,

Source MNHN, Paris

accolé au nom d'un genre de plante ou d'animal, pour nommer ces associations; c'est ainsi qu'il parle de *Balanetum*, de *Zosteretum*, d'*Enteromorphetum*, etc...

L'emploi du terme d'association a été récemment l'objet de diverses critiques, dont certaines, d'ordre étymologique, sont justifiées. Il n'y a pas lieu néanmoins d'abandonner ce terme, d'un usage universellement admis. Le terme de synécie, préférable étymologiquement, a contre lui sa tournure pédante et son emploi peu répandu.

L'interréaction, qui, pour certains auteurs (PICARD), est une condition *sine qua non* de l'existence d'une véritable « association », parfois assez faible entre les espèces d'une même association végétale terrestre, est généralement encore plus faible dans les associations marines.

Ainsi que je l'ai déjà signalé, il existe une différence capitale entre les végétaux marins et les végétaux terrestres. Le sol qui constitue le substratum de la végétation terrestre est constamment modifié par les végétaux qu'il porte (formation d'humus, etc.). Les plantes marines, au contraire, ne modifient pas, en général, la nature du substratum sur lequel elles se fixent, et ce n'est que dans les cuvettes littorales et supralittorales de capacité restreinte que la végétation peut entraîner des modifications sensibles du milieu liquide où elles se développent.

Les rapports existant entre les différentes algues d'une même association sont surtout ceux résultant de l'épiphytisme de certaines espèces sur d'autres, et de la situation respective les unes à l'abri des autres, permettant de distinguer dans une même association plusieurs strates. Les strates inférieures, dépendant de l'existence de la strate supérieure, qui leur fournit une protection contre l'agitation des vagues, l'éclairement trop intense et, dans le cas d'associations littorales, contre la dessiccation trop rapide.

L'absence d'action de la végétation marine sur son substratum explique aussi la rareté des successions biotiques. De même, l'action de l'homme, si importante dans l'évolution de la végétation terrestre, est le plus souvent négligeable dans le cas de la végétation marine.

L'action des animaux est peut-être plus importante (cas de l'éponge *Cliona viridis* Schm. détruisant les Lithothamniées de profondeur; action destructive des Mollusques phycophages sur les jeunes plantules, etc), mais elle est en général mal connue.

Les seuls exemples de succession que l'on peut citer sont ceux que l'on observe, par exemple dans les cuvettes supralittorales temporaires peuplées de Volvocales, dont la flore se modifie selon les variations de la salinité de l'eau de ces cuvettes (dessalure par les pluies, concentration par évaporation). Et encore, dans ces cas, il

Source MNHN Paris

ne s'agit pas à proprement parler de successions telles que les comprennent les phytogéographes.

En somme, la végétation marine paraît très stable, et il n'est pas possible d'observer, comme dans le cas de la végétation terrestre, une évolution des groupements végétaux marins vers un stade climatique final, ce stade étant, en général, atteint d'emblée.

Il ne peut guère y avoir de successions que dans le cas de peuplements de surfaces vierges résultant, par exemple, d'éboulements de falaises ou de constructions nouvelles de quais, jetées, etc., sur lesquelles s'installent d'abord des espèces annuelles, à croissance rapide, mais dès que les espèces pérennantes ont pris possession de ce substratum, le « stade climatique final » peut être considéré comme atteint.

Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier, aux environs de Banyuls, de tels peuplements de surfaces vierges. On trouvera sur ce sujet d'intéressantes observations dans le mémoire de O.-T. WILSON (1925).

Le terme d'association n'a pas toujours été adopté par les phyto-océanographes pour désigner les groupements végétaux marins. Plusieurs, en effet, ont adopté le terme de « formation », créé par GRIESBACH en 1838, et qui, aussi bien en phytogéographie qu'en phyto-océanographie, a été employé dans des sens très divers.

Ce terme a été introduit dans la littérature phyto-océanographique par KJELLMAN (1878), dans son mémoire sur la végétation marine du Skagerrack. La définition qu'il en donne montre qu'il emploie le terme dans le sens d'association.

A la suite de KJELLMAN, le terme de formation a été adopté dans ce sens par la plupart des algologues scandinaves; il est encore employé par KYLIN en 1907.

Néanmoins F. BØRGESEN, deux ans auparavant (1905, p. 707), avait proposé, avec raison, de désigner les formations de KJELLMAN sous le nom d'associations. Il remarquait, de plus, que ces associations sont souvent réunies d'une manière naturelle en « communities » plus vastes, vivant ensemble dans des conditions biologiques et écologiques identiques ou très semblables, et il propose d'appliquer à ces groupes plus étendus le terme de formation. C'est ainsi, qu'aux Fœroé, il décrit une « *Chlorophyceae*-formation » des côtes exposées, qui comprend les *Prasiola stipitata*-association, *Rhizoclonium*-ass., *Enteromorpha*-ass., etc. Le terme de formation est donc, dans ce cas, synonyme de groupe d'associations.

COTTON (1912, p. 16), après avoir critiqué l'emploi du terme de formation dans le sens que lui donne BØRGESEN, estime que ce terme serait plus correctement appliqué à la végétation couvrant des substrata déterminés. Il emploie donc le terme de formation dans un sens

Source MNHN Paris

à peu près synonyme de celui de facies de PRUVOT. C'est ainsi qu'il distingue, dans la région de Clare Island, sur la côte ouest de l'Irlande, trois formations :

1. The rocky-shore formation;
2. The sand and sandy-mud formation;
3. The salt-marsh formation.

Plus récemment, O.-C. SCHMIDT (1931, p. 69), dans une étude de la végétation marine des Açores, attribue un autre sens au terme de formation, qu'il emploie comme synonyme d'étage, en distinguant trois formations : Epilitoral, Litoral et Sublitoral.

Le terme de formation a été employé d'une façon plus exacte par SETCHELL (1917), qui le définit ainsi : « Aggregation of algae of same general form, depending particulary upon substratum. »

FUNK (1927) a également employé le terme d'association dans un sens analogue.

Une formation constitue une « unité physionomique » caractérisée par des végétaux présentant à peu près la même forme et le même mode de vie. C'est ainsi, par exemple, que les prairies sous-marines de *Posidonia oceanica* de la Méditerranée, et celles de *Thalassia testudinum* des côtes des Antilles, qui constituent des associations tout à fait distinctes, présentent une très grande similitude d'aspect et réclament, pour se développer, à peu près les mêmes conditions de milieu; elles appartiennent à une même formation.

De même, les groupements de *Cystoseira* et de *Sargassum*, de la Méditerranée et des différentes régions chaudes du globe, bien que différant floristiquement, sont analogues par leur aspect et par les conditions écologiques qui les régissent : ils constituent également une même formation.

Ce terme de formation, d'un emploi commode pour des comparaisons entre les végétations de régions éloignées, différant floristiquement mais présentant des exigences écologiques comparables n'est guère utile dans une étude limitée à une région floristiquement homogène, aussi ne l'emploierai-je pas ici.

⁂

Depuis quelques dizaines d'années, la phytogéographie a été l'objet d'un nombre considérable de travaux ayant permis d'établir des méthodes d'études précises et utilisant une terminologie spéciale, d'ailleurs assez compliquée.

Source MNHN Paris

La phyto-océanographie est, à ce point de vue, bien en retard sur la phytogéographie, et ses méthodes d'étude et de description des associations végétales marines sont, il faut le reconnaître, bien moins précises que celles adoptées par les phytogéographes. Tenter d'appliquer strictement les méthodes et la terminologie phytosociologique à la phyto-océanographie, comme l'a fait BERNER (1931), ne donne pas des résultats très heureux. Les conditions biologiques étant très différentes entre le milieu marin et le milieu continental, les méthodes d'étude ne peuvent être exactement les mêmes.

Il est certain que les associations végétales marines, telles que je les décris dans un chapitre suivant, pourront être, à l'avenir, étudiées d'une manière plus précise dans certains détails. Les essais tentés par Torsten GISLÉN (1930), pour préciser la composition quantitative des diverses associations biotiques du fjord Gullmar, par des prélèvements de tous les êtres vivants (animaux et végétaux) vivant sur une surface de superficie déterminée, dont on détermine ensuite le nombre des individus et le poids de chacune des espèces représentées, sont intéressants mais difficilement praticables sur une grande échelle ou en profondeur (à moins d'opérer en scaphandre, comme l'a fait GISLÉN). De plus, la précision des pesées doit être rendue souvent illusoire par l'existence d'épiphytes difficiles à éliminer, et dans le cas de groupements constitués par de nombreuses espèces de petite taille, impossibles à séparer et à peser isolément.

Ce sont là, en tous cas, des recherches de détail qui mériteront d'être faites pour certaines associations choisies, mais ce qui importe pour l'instant c'est, je crois, de définir dans leurs grandes lignes les caractères écologiques des principales associations et leur composition floristique; l'analyse quantitative détaillée de ces différents groupements, ainsi que l'étude physiologique précise de leurs principaux constituants, sera l'œuvre de l'avenir.

Source MNHN Paris

CHAPITRE XI

LES FORMES BIOLOGIQUES DES ALGUES MARINES

On sait l'intérêt que présente, pour l'étude de la végétation terrestre, la distinction de types biologiques (life-forms, growth-forms).

La division des végétaux terrestres en arbres, arbustes et herbes, qui remonte à l'antiquité, représente déjà un essai de classification des types biologiques. Depuis, de nombreuses classifications ont été proposées; il n'y a pas lieu de les rappeler ici, on les trouvera exposées dans le mémoire de E. Du Rietz (1931). Parmi toutes ces classifications, celle de Raunkiaer (1903) a eu une grande influence sur le développement de la phytogéographie et a été adoptée par la majorité des auteurs.

Historique

Il n'existe malheureusement pas, jusqu'ici, de classification analogue des algues marines. Les quelques tentatives qui ont été faites à ce propos n'ont pas eu le succès désirable, et les classifications proposées jusqu'ici n'ont guère été utilisées que par ceux qui les avaient imaginées.

Une classification des types biologiques d'algues marines, basée sur leurs formes de croissance (growth-forms), est en effet très difficile à établir par suite de leurs structures et de leurs formes extérieures très variées, qui entraînent une multiplication des types biologiques méritant d'être distingués, ce qui rend, par cela même, une telle classification difficilement utilisable.

Oltmanns, dans la première édition de son traité d'algologie (1905, II, p. 276), avait proposé une classification des types biologiques ou formes d'adaptation (Anpassungen) d'après leur aspect extérieur. C'est ainsi qu'il distingue, pour les algues benthiques : la forme en buisson ou en arbre (Strauch und Baumform), la forme en buisson mucilagineux (Gallertbüsche), les formes en filaments (Peitschenformen), la forme en réseau (Netzalgen), les formes en feuilles (Blattformen), les formes en sac (Sackformen), les formes dorsiventrales (Dorsiventrale Algen), les formes en coussinets, en disques et

Source MNHN Paris

en croûtes (Polster, Scheiben und Kruster), et enfin les épiphytes, endophytes et parasites.

Cette classification, très superficielle, n'est guère utilisable. La réunion dans un même type d'algues aussi différentes morphologiquement et biologiquement que les *Bangia*, l'*Himanthalia* et le *Codium elongatum*, comme appartenant tous trois aux « *Peitschenformen* », montre bien les défauts de cette classification.

La classification des formes biologiques (*Lebensformen*) proposée par FUNK (1927, p. 220) s'inspire de celle d'OLTMANNS et s'applique particulièrement aux algues du golfe de Naples. Il distingue d'abord, d'après la taille, la consistance et l'existence d'une calcification, quatre grands groupes :

I. « *Tange* ».
II. « *Kalkalgen* ».
III. « *Feinalgen* ».
IV. « *Kleinalgen* ».

Termes qu'il est difficile de traduire par un seul mot. « *Tange* », que l'on paraît traduire en français par varech ou goémon, s'applique aux algues relativement grandes, de consistance cartilagineuses ou coriaces. Il s'agit en somme de ce que les auteurs du XVIIIe siècle et du début du XIXe rangeaient dans le genre *Fucus*, par opposition aux *Ulva* et *Conferva*, qui correspondent aux « *Feinalgen* » de FUNK.

Parmi les «*Tange* », FUNK distingue trois subdivisions :

a) Grosstange (algues de plus de 1 m. de long), comprenant le type *Macrocystis* (> 5 m.) et le type *Laminaria* (1-5 m.).

b) Mitteltange (algues de 1/2 à 1 m.), comprenant le type *Fucus* et le type *Cystoseira-Sargassum*.

c) Kleintange (1-50 cm.), parmi lequel il distingue :

1. Thalle en cordon non ramifié : *Nemalion*.
2. Thalle en cordon ramifié : *Codium tomentosum* et *elongatum*, *Gracilaria confervoides*.
3. Thalle en buisson : *Gelidium*, *Hypnea*, *Rhytiphloea*, *Halopitys*, *Chondria*, *Laurencia*, *Digenea*, *Alsidium*, *Chrysymenia*, *Cordylecladia*, *Sphaerococcus*, *Gracilaria*, *Grateloupia*, *Gigartina*, *Calliblepharis*, *Gymnogongrus*, *Caulacanthus*, *Sebdenia dichotoma*.
4. Thalle foliacé ou en buisson de feuilles : *Caulerpa*, *Halimeda*, *Anadyomene*, *Asperococcus*, *Punctaria*, *Spa-*

Source MNHN Paris

thoglossum, *Padina*, *Zonaria*, *Haliseris*, *Vidalia*, *Gracilaria corallicola*, *Sebdenia Monardiana*, *Cryptonemia*, *Aeodes*, *Meredithia*, *Rissoella Callymenia*, *Neurocaulon*, *Acrodiscus*, *Phyllophora*, *Rodriguezella*.

5. Thalle rampant : *Rhodymenia*, *Fauchea*, *Aglaozonia*.
6. Thalle en croûte : *Palmophyllum*, *Ralfsia*, *Valonia*, *Codium adhaerens*, *Zanardinia*, *Aglaozonia*, *Squamariacées*.
7. Thalle en boule creuse : *Codium Bursa*, *Colpomenia*.

Les « *Kalkalgen* » (algues calcifiées), « *Feinalgen* » (algues de petite taille), et « *Kleinalgen* » (algues microscopiques mesurant moins d'un centimètre), sont également subdivisées d'après les mêmes principes.

Plus récemment, T. GISLEN (1930, II, p. 85) a proposé une autre classification des formes de croissance (*Growth-forms*) des êtres marins, animaux et végétaux; pour ces derniers, il s'inspire également d'OLTMANNS. La plupart des types biologiques qu'il distingue sont caractérisés par un mot latin. Ces types biologiques (non compris ceux représentés exclusivement par des animaux) sont les suivants :

I. CRUSTIDA. Forme de croûte, de coussinet, de bourgeon ou de doigt.

1. *Eucrustida* (forme encroûtante) : *Lithothamnion*, *Calothrix*, *Ralfsia*, *Verrucaria*.
2. *Torida* (forme de coussinet).

II. CORALLIDA. En forme d'arbre, de feuille, d'ombrelle, de colonne ou d'éventail. Squelette plus ou moins développé.

1. *Dendrida* (en forme d'arbre ou de buisson) : *Halimeda*, *Corallina*.
2. *Phyllida* (en forme de feuille) : *Padina*.
3. *Umbraculida* (en forme d'ombrelle) : *Acetabularia*.

III. SILVIDA. En forme d'arbre, de feuille, de réseau, de sac ou de filament, pas de squelette.

a) *Magnosilvida*, formes robustes à rameaux de plus de 1 m/m. d'épaisseur ou hautes de plus de 1 d/m.

1. *Graminida* : *Zostera*, *Posidonia*, *Caulinia*.
2. *Foliida* : *Laminaria*, *Agarum*, *Ulva*, *Porphyra* et *Caulerpa prolifera*.

Source MNHN Paris

3. Forme de sac : *Enteromorpha intestinalis.*
4. Forme de palmier : *Lessonia.*
5. Forme de bouée : *Nereocystis.*
6. Forme de fouet : *Chorda, Himanthalia, Nemalion.*
7. Forme d'arbrisseau : *Ruppia, Chordaria, Furcellaria.*
8. Forme de *Sargassum : a)* type *Cystoseira; b)* type *Fucus.*
9. Forme de *Caulerpa* radial (cf. BØRGESEN, 1907).

b) *Parvosilvida*, formes petites et délicates, composées de filaments ramifiés ou de feuilles ne dépassant pas 10 c/m. de haut. Diamètre des branches inférieur à 1 m/m. Petites Chlorophycées (*Chara, Caulerpa verticillata, Cladophora*), Phéophycées (*Ectocarpus Pylaiella*), Rhodophycées (*Ceramium, Polysiphonia, Phyllophora*).

Toutes ces classifications de types biologiques, basées uniquement sur l'aspect extérieur des plantes considérées, sont toujours incomplètes et de plus réunissent souvent, dans un même type, des algues très différentes au point de vue biologique et qui n'ont guère de commun entre elles qu'une ressemblance extérieure souvent très vague.

La classification des types biologiques utilisée par SETCHELL dans ses études sur la végétation marine des îles Samoa (1924) et de Tahiti (1926) est plus intéressante. Elle est basée d'ailleurs sur un principe tout à fait différent des précédents, puisqu'elle place, en premier lieu, les caractères écologiques des algues. Malheureusement, elle est incomplète car elle ne comprend que les types biologiques représentés dans la flore des récifs coralliens. De plus, les termes dérivés du grec, forgés par SETCHELL, pourront paraître un peu compliqués. Qualifier, comme le fait SETCHELL (1926, p. 304), le *Porolithon onkodes* de « Lepyrodophytic - lithacophytic - heliazophytic - cumatophyte » précise bien les caractères écologiques de cette algue, mais ne peut être compris facilement du lecteur, qui ignore la définition de tous ces termes. Néanmoins, il y a là une idée intéressante, et la classification proposée par SETCHELL mériterait d'être étendue à tous les types biologiques d'algues marines, en même temps que les dénominations de ces types seraient simplifiées.

Aux Samoa, SETCHELL (1924, p. 30) distingue d'abord des espèces skiarophiles ou héliophobes fuyant la lumière et comprenant :

Les *Pholadophytes*, pour les espèces nichant dans les petites cavités des récifs et les anfractuosités des coraux, et qui se divisent en macro- et microphytes;

Source MNHN Paris

Et les *Skiarophytes*, vivant sous les rochers ou à leur ombre.

Parmi les espèces héliophiles ou *Heliazophytes*, SETCHELL distingue :

Les *Métarrhéophytes*. Ce sont les algues ondulant dans les courants. Elles sont attachées à une extrémité qui peut être large ou étroite, d'où s'élève une fronde plus ou moins gélatineuse et toujours très flexible, qui ondule au gré des courants.

Les *Lépyrodophytes* sont les espèces en forme de croûte (Mélobésiées et Squamariacées).

Les *Herpophytes*, constitués par les petites algues rampantes (*Gelidium*, *Lophosiphonia*, *Ceramium*).

Les *Tranophytes*. Ce sont les algues perforantes vivant dans les coquilles ou dans le squelette des coraux, dont elles dissolvent le calcaire (*Ostreobium*, *Gomontia*).

Les *Cumatophytes*, qui sont les algues vivant dans les stations fortement exposées au choc des vagues (« surge-plants ») ; elles sont en forme de rosette et fixées par une large base.

En 1926, SETCHELL, dans un mémoire sur la végétation marine de Tahiti, signale en outre :

Les *Chordophytes*, algues en forme de corde, et les *Lithakophytes*, ou algues incrustées de calcaire (Corallinacées), ainsi que les *Epiphytes* et les *Endophytes*, termes qui n'ont pas besoin d'explication.

En résumé, de toutes les classifications de types biologiques d'algues marines proposées par divers auteurs, aucune jusqu'ici n'a réussi à s'imposer. Il faut reconnaître que le problème est difficile et que les principes sur lesquels doit être basée une telle classification n'ont pas été clairement établis.

CLASSIFICATION DES TYPES BIOLOGIQUES D'ALGUES MARINES

La classification que je propose d'adopter ici repose sur des principes comparables à ceux utilisés par RAUNKIAER pour sa classification des types biologiques des phanérogames, c'est-à-dire la durée de la vie des algues et l'état sous lequel elles passent leur période de repos pendant la saison défavorable.

Cette classification n'a évidemment pas la prétention d'être définitive, car, pour beaucoup d'algues, nous manquons encore des données biologiques nécessaires pour pouvoir les rapporter à tel ou tel type biologique, et l'établissement, d'après ces types, de « spectres biologiques » comme ceux construits par les phytogéographes serait

Source MNHN Paris

encore prématuré. Néanmoins, cette classification constitue un cadre dans lequel pourront venir se placer les différentes espèces et qu'il sera possible d'élargir en subdivisant ultérieurement les divers types biologiques fondamentaux, soit d'après la forme extérieure des algues, soit d'après leur mode de fixation au substratum, caractère qui, ainsi que je l'ai indiqué précédemment (ch. II), est en relation avec la plus ou moins grande résistance à l'arrachage par les vagues.

Les renseignements sur la durée de la vie des algues des mers boréales sont assez nombreux.

Les anciens auteurs comme Dawson TURNER (1808-1819), LYNGBYE (1819), GREVILLE (1830) et HARVEY (1846-1851) indiquaient soigneusement, pour chacune des espèces citées dans leurs ouvrages, si elles étaient annuelles ou pérennantes. Plus récemment, ROSENVINGE (1909-1931) et PRINTZ (1926), en particulier, nous fournissent de précieux renseignements. L'ouvrage de ROSENVINGE sur les Rhodophycées du Danemark est à ce point de vue tout à fait remarquable, l'auteur ayant disposé d'un matériel considérable accumulé pendant de longues années et ayant suivi le développement complet de la plupart des espèces, dont il a étudié les germinations et les jeunes individus, tant en culture au Laboratoire que dans la nature.

Margery KNIGHT et Mary PARKE (1931), dans leur mémoire sur les algues marines de l'île de Man, ont noté avec soin la durée de la vie de chaque espèce. Elles classent les algues étudiées en trois groupes :

I. *Algues pérennantes* (Perennials). — Thalle seulement partiellement détruit en automne, reproduction par spores et prolifération de la partie basale des plantes, également effective dans la production de nouvelles plantes.

II. *Algues pseudopérennantes* (Pseudo-perennials). — Thalle presque complètement détruit en automne, majorité des nouvelles plantes dues au développement des spores, mais la prolifération des parties basales et des fragments fixés est également fréquente.

III. *Algues annuelles* (Annuals). — Thalle entièrement détruit en automne, nouvelles plantes dues entièrement au développement des spores.

Il y a lieu de remarquer que tous les intermédiaires peuvent exister entre les espèces pérennantes et les pseudopérennantes, et que, vraisemblablement, une même espèce peut être pérennante ou pseudopérennante selon les localités et selon les années. Dans les localités où les conditions de température de l'eau, en particulier, sont défavorables à

Source MNHN, Paris

certaines algues, celles-ci, normalement pérennantes, peuvent disparaître en majorité pendant la mauvaise saison; il en est de même lors des années où le froid est exceptionnel et les tempêtes violentes.

En ce qui concerne les algues de la Méditerranée, nous sommes encore bien pauvres en documents sur la durée de leur vie et leur mode de végétation. Le fait que le *Rissoella verruculosa*, espèce si commune et si caractéristique de la végétation méditerranéenne, était considéré jusqu'ici comme annuel, alors qu'il est en réalité pérennant par son disque basal, montre combien nous savons peu de choses et combien il reste à faire dans cette voie. J'espère que la classification suivante des types biologiques pourra y aider utilement.

Il y a d'abord lieu de distinguer d'une part les espèces annuelles, dont le développement complet, de la germination à la fructification, s'effectue en un an ou moins d'un an, et qui disparaissent après avoir fructifié, et les espèces pérennantes, qui peuvent vivre plusieurs années en produisant chaque année des organes reproducteurs.

Algues annuelles

Les espèces annuelles peuvent être réunies en plusieurs groupes, selon qu'elles se rencontrent toute l'année ou bien qu'elles n'existent, sous un état apparent, que pendant une période définie de l'année.

Ephémérophycées

On peut tout d'abord citer celles qui se rencontrent toute l'année en plus ou moins grande abondance, et dont les spores ou les œufs germent aussitôt leur émission et se développent immédiatement, de telle sorte que plusieurs générations se succèdent au cours d'une année, ce qui permet d'observer à la fois des individus à tous les états de développement.

C'est le cas, par exemple, du *Polysiphonia subulata* et du *Ceramium robustum*, qui, à Banyuls, se rencontrent à toutes les époques de l'année en état de fructification. Il en est de même de l'*Enteromorpha compressa*, de divers *Cladophora*, et sans doute aussi de beaucoup de petites Floridées. Toutes ces espèces présentent, à une certaine époque de l'année (l'hiver pour les espèces localisées près de la surface de l'eau), un maximum d'abondance; elles sont plus rares pendant le reste de l'année, mais en les recherchant attentivement on peut les découvrir dans les stations favorables, par exemple sur les rochers battus et ombragés pour les algues littorales ou infralittorales supérieures à maximum hivernal. Dans ces stations, les individus qui

Source MNHN Paris

persistent ainsi fourniront les spores nécessaires au développement d'un grand nombre d'individus, lors du retour de la saison favorable.

La durée de la vie de ces espèces annuelles est relativement courte, quelques mois en général, mais pour certaines, telles que les petits *Acrochaetium* par exemple, le développement complet de l'algue de la spore à la spore ne doit pas dépasser quelques semaines. On peut qualifier d'Ephémérophycées ces espèces à développement rapide, présentant plusieurs générations annuelles sans posséder de stade de repos.

Eclipsiophycées

D'autres espèces annuelles ne se rencontrent qu'à une saison déterminée et font défaut pendant le reste de l'année.

Parmi celles-ci, il en est qui passent le reste de l'année sous une forme microscopique différente morphologiquement de la forme macroscopique. C'est le cas des espèces à prothalle ou à pléthysmothalle. On peut qualifier ces espèces d'Eclipsiophycées, en étendant aux espèces à prothalle ce terme créé par SAUVAGEAU (1927) uniquement pour les espèces à pléthysmothalle. Ces Eclipsiophycées sont toutes des Phéophycées.

Les Eclipsiophycées à prothalle existant à Banyuls appartiennent, en particulier, aux Laminariales et aux Sporochnales. Au premier de ces deux ordres appartient le *Phyllaria reniformis*, dont SAUVAGEAU (1918) a décrit le prothalle microscopique vivant en parasite dans une algue calcaire (*Mesophyllum lichenoides*). Le sporophyte macroscopique se rencontre à Banyuls à partir du mois d'avril; il disparaît fin juillet, après avoir émis les zoospores en juin et juillet; celles-ci germent en donnant naissance aux gamétophytes (prothalle), d'où naîtront l'année suivante de nouveaux sporophytes.

Le cas des Sporochnales est comparable à celui du *Phyllaria*. Le *Sporochnus pedunculatus*, par exemple, ne se rencontre dans la Méditerranée que d'avril à octobre, le reste de l'année il n'existe qu'à l'état de gamétophyte microscopique.

La durée de végétation de l'état macroscopique (Délophycée) des Eclipsiophycées à pléthysmothalle est également très réduite. Un bon exemple de ce type est fourni, à Banyuls, par le *Liebmannia Leveillei*, étudié par SAUVAGEAU (1929, p. 272). Cette espèce est très fréquente à Banyuls, sur les rochers, les algues (*Cystoseira* en particulier) et les feuilles de Posidonies, du mois d'avril au mois de juillet. En dehors de ces quatre mois, l'algue est absolument introuvable et n'existe plus qu'à l'état de pléthysmothalle microscopique.

L'existence de ces pléthysmothalles explique, comme l'a montré

Source MNHN Paris

SAUVAGEAU (1928), le cas curieux, et jusque là inexplicable, des espèces épiphytes strictement localisées sur un hôte déterminé lui-même éphémère. Ces épiphytes passent vraisemblablement la saison de l'année où leur hôte fait défaut à l'état de pléthysmothalle.

Dans le cas des phéophycées filamenteuses, dont l'organisation est relativement simple, la distinction d'un pléthysmothalle est souvent malaisée. C'est ce qui a lieu, par exemple, pour le *Strepsithalia Liagorae*, qui se rencontre en été, à Banyuls, d'une manière assez constante sur les *Liagora*, Helminthocladiacées annuelles, apparaissant en avril-mai pour disparaître en octobre. Les observations de SAUVAGEAU (1925) ont montré que cette espèce se développait sans arrêt en culture, et il en a obtenu deux et peut-être même trois générations successives. L'épiphytisme ne semble donc pas absolument nécessaire au *Strepsithalia* et pendant la période où les *Liagora* font défaut, il doit vivre sur les rochers en attendant le retour de la saison favorable au développement de son hôte habituel.

Si l'on ne considère pas ces formes non épiphytes (qui d'ailleurs n'ont pas encore été observées dans la nature) comme des pléthysmothalles, il faudrait ranger les *Strepsithalia* parmi les Ephémérophycées à plusieurs générations annuelles, dont certaines seulement, plus apparentes, seraient épiphytes sur les Helminthocladiacées annuelles.

Hypnophycées

Un autre groupe d'algues annuelles ne se rencontrant qu'à une époque définie de l'année, passant la saison défavorable sous une forme de repos, peuvent être qualifiées d'Hypnophycées. Les formes de repos que présentent ces algues sont de natures très diverses. Nous allons les examiner successivement.

Forme de repos constituée par des spores

Un exemple très caractéristique de ce type, assez rare parmi les algues marines, est fourni par le *Cladophora (Spongomorpha) lanosa* (Roth) Kützing. Cette algue est fréquente en Bretagne, épiphyte sur diverses algues et plus particulièrement sur le *Polyides rotundus*. Elle ne se rencontre que de février à juin et disparaît ensuite complètement jusqu'au printemps suivant.

THURET et BORNET (1878, p. 76) ont montré que les zoospores émises à la fin du printemps se fixent sur les rameaux du *Polyides rotundus*, et passent plusieurs mois immergées dans le tissu cortical du

Source MNHN Paris

Polyides sous forme de grosses embryospores (1) ovoïdes qui, au printemps suivant, donneront naissance à un nouveau *Spongomorpha*.

Il est probable que le cas du *Spongomorpha lanosa* n'est pas isolé et que d'autres espèces passent la saison défavorable à l'état de spores fixées. Malheureusement, la reconnaissance d'une spore isolée est à peu près impossible dans la nature, et ce n'est que par suite de leur localisation très particulière dans les tissus du *Polyides* que THURET et BORNET ont réussi à établir la nature de celles qu'ils y avaient observées.

Forme de repos constituée par des oospores

Ce cas, relativement fréquent chez les algues d'eau douce (Zygnémales), est beaucoup plus rare chez les algues marines. Un exemple très net en est fourni par le *Vaucheria piloboloides* Thuret. Cette siphonée n'existe pas à Banyuls, mais je l'ai observée à plusieurs reprises en Algérie, à Cherchell et à Castiglione, où elle forme sur la vase, à moins d'un mètre de profondeur, des coussinets hémisphériques à surface veloutée.

Elle apparaît en janvier pour disparaître complètement en juin. En janvier-février, elle émet de nombreux aplanospores, qui germent immédiatement, puis, à la fin de la période de végétation (mai-juin), il n'y a plus formation d'aplanospores, mais d'organes sexuels (anthéridies et oogones). Les oospores de forme lenticulaire sont libérées par destruction de la paroi de l'oogone et passent l'été et l'automne enfouies dans la vase, pour ne germer que l'hiver suivant (2).

Forme de repos constituée par des acinètes

Les *Ulothrix* marins vivant à Banyuls (*Ulothrix flacca*, *pseudoflacca* et *subflaccida*) se rencontrent sur les rochers au-dessus du niveau, fortement battus et atteints par les vagues lors des tempêtes. Ils ne vivent que pendant la saison froide, en hiver et au printemps (de janvier à avril), et font défaut le reste de l'année.

L'une au moins de ces espèces passe cette période de repos à l'état d'acinètes, c'est l'*Ulothrix pseudoflacca*, qui, ainsi que je l'ai

(1) Le terme d'*embryospore* a été créé par C. SAUVAGEAU (1918) pour désigner l'état des zoospores de Laminaires ayant perdu leurs cils et s'étant fixées, mais n'ayant pas encore commencé leur développement. Ce terme peut également s'appliquer aux zoospores fixées du *Cladophora lanosa*.

(2) Mes observations sur cette espèce sont en accord avec celles de ERNST (1904), qui indique que le *Vaucheria piloboloides* apparaît à Naples en février et disparaît en avril, en produisant d'abord des aplanospores, puis, en fin de végétation, des organes sexuels. Je suis, au contraire, en contradiction avec OLLIVIER (1929, p. 105), qui signale qu'à Villefranche la reproduction sexuée s'observe en février et les aplanospores en mai.

Source MNHN Paris

indiqué précédemment (ch. IV) forme, en fin de végétation et lorsqu'il subit un début de dessiccation, des acinètes qui persistent vraisemblablement dans les fentes des rochers pendant tout l'été, pour se développer l'hiver suivant, lorsque les tempêtes hivernales viennent de nouveau mouiller les rochers où il vit.

Forme de repos constituée par des hormogonies

Ce type se rencontre chez les Cyanophycées. Un bon exemple en est fourni par le *Rivularia bullata* Berk., étudié par THURET et BORNET (1878, p. 2), ou encore par le *Rivularia mesenterica* Thuret, qui remplace le *Rivularia bullata* dans la Méditerranée et lui ressemble beaucoup, tant par sa forme que par sa biologie.

Le *Rivularia mesenterica* apparaît à Banyuls au début d'août, sur les rochers émergés; il atteint son maximum de développement en septembre, et il disparaît fin octobre. A cette époque, la gelée qui entoure les trichomes se ramollit, devient diffluente, les trichomes se fragmentent en hormogonies, qui sont libérées. Celles-ci se fixent sur les rochers, subissant parfois un commencement de division et de multiplication, et passant ainsi les neuf mois qui les séparent de la période où elles se développeront rapidement en de nouveaux thalles. Beaucoup de Cyanophycées abondantes seulement pendant une partie de l'année sont dans le même cas que le *Rivularia mesenterica*.

Néanmoins, le cas de ces Cyanophycées est bien différent de celui des autres Hypnophycées par l'absence de reproduction sexuée ou par spores. La plupart pourront être considérées comme des plantes pérennantes, avec des périodes de multiplications plus intenses. Divers *Lyngbya* et *Oscillatoria*, dont on ne remarque l'existence que pendant une époque définie de l'année, persistent néanmoins pendant le reste du temps à l'état de trichomes isolés, et dont la multiplication est très ralentie.

Forme de repos constituée par des germinations quiescentes

Les spores de beaucoup d'espèces annuelles, n'existant à l'état macroscopique que pendant une certaine période de l'année, germent immédiatement après leur émission, mais au lieu de se développer immédiatement, passent une partie de l'année (l'hiver ou l'été selon les espèces) à l'état de vie ralentie, leur développement ultérieur ne se produisant que lorsque les conditions de température et d'éclairement (ou autres) sont redevenues favorables. Il semble que, pour ces algues, le développement complet de l'individu ne puisse se produire que

Source MNHN Paris

lorsque la température de l'eau est comprise entre des limites déterminées et assez fixes pour une espèce donnée.

Les spores commencent à germer dès leur émission, puis leur développement s'arrête lorsque la température s'élève s'il s'agit d'algues hivernales, ou s'abaisse s'il s'agit d'algues estivales. Le développement reprend lorsque les conditions de température sont redevenues favorables. Aussi certaines espèces qui, dans la Méditerranée, se comportent comme des Ephémérophycées et se multiplient toute l'année sans présenter de périodes de repos, peuvent se comporter en Hypnophycées à germinations quiescentes dans les mers boréales, où la température trop basse de l'eau en hiver arrête leur développement.

A Banyuls, beaucoup d'algues annuelles de profondeur sont des Hypnophycées à germinations quiescentes fructifiant en été et faisant défaut en hiver, et dont l'apparition au printemps, aux dépens de germinations quiescentes, est généralement très rapide. C'est le cas, par exemple, pour certains *Halymenia (H. Floresia, H. Rodrigueziana)*, pour le *Dudresnaya verticillata*, le *Crouania procera*, etc.. La durée de la période de repos est d'ailleurs assez variable. Dans certains cas, elle est relativement courte, il en est ainsi pour le *Chrysymenia ventricosa*. Cette espèce est abondante en été, en profondeur, jusqu'au mois d'octobre, les spores, carpospores et tétraspores, émis à partir de juillet germent immédiatement. Pendant l'automne, l'algue est inobservable dans la nature, étant réduite à cette époque à l'état de germination quiescente dont le développement se poursuit dès le mois de janvier, d'abord lentement, puis plus rapidement. En 1932, des individus dragués le 28 janvier mesuraient 14 m/m. de haut et avaient la forme d'un sac oblong non ramifié. Ceux récoltés le 25 mars atteignaient 40 m/m. Trois mois après, les individus dragués le 28 juin avaient atteint leur taille adulte, et les plus développés mesuraient 140 m/m. de haut.

La plupart des Floridées annuelles n'existant à l'état macroscopique que pendant une période déterminée de l'année, appartiennent vraisemblablement au type des Hypnophycées à germinations quiescentes.

C'est le cas, en particulier, pour trois Rhodophycées étudiées en détail par Lewis (1912, 1914) à Woods Hole : *Dasya elegans* Ag. (*D. pedicellata* Ag.), *Griffithsia Bornetiana* Farlow (*G. globulifera* Harv.) et *Polysiphonia violacea* (Roth.) Grev. Les carpospores de ces espèces, émises en août, germent en automne, puis passent l'hiver à l'état de germinations quiescentes, qui se développent au printemps pour donner des tétrasporophytes fertiles en juillet. Les tétraspores se développent immédiatement et rapidement, et les carposporophytes

Source MNHN Paris

produits portent en août les carpospores qui donneront au printemps suivant de nouveaux tétrasporophytes. Il existe donc une très grande inégalité de durée entre les tétrasporophytes et les carposporophytes, l'existence des premiers s'étendant d'août à juillet, alors que le développement complet des seconds se fait en deux mois (juillet-août). Il y a là ce que SVEDELIUS (1927) a appelé une alternance saisonnière de générations, dont il serait intéressant de rechercher s'il existe des exemples parmi les algues méditerranéennes.

Un cas un peu particulier est présenté par le *Brongniartella byssoides*, étudié par E. CHEMIN (1928, p. 104). C'est une algue saisonnière qui, dans la Manche, comme du reste dans la Méditerranée, apparaît au printemps et disparaît à la fin de l'été (avril à septembre). Les spores émises en été germent immédiatement. Ayant conservé en aquarium des germinations du mois de septembre au mois de juillet suivant, CHEMIN signale qu'à cette époque les germinations ne dépassaient pas, à ce moment, 1 m/m. de long. Elles étaient constituées par un massif cellulaire portant un ou plusieurs filaments rampants représentant les stolons que l'on observe sur les jeunes plantes et sur les plantes adultes; il n'y avait pas encore formation de rameau dressé.

Comme on le voit, en culture en aquarium, le développement est très lent, et le stade de germination quiescente paraît très prolongé. Dans les conditions naturelles, le développement doit être un peu plus rapide. Néanmoins, d'après CHEMIN, le développement d'une pousse adulte ne peut se réaliser en un an : « Les jeunes spécimens ramenés de dragages au milieu d'août ne peuvent provenir de spores émises en juillet de la même année, car, au bout de quelques semaines, elles ne pourraient avoir atteint la taille de 4 à 6 m/m. que je leur ai vue. Ils ne pouvaient provenir que des spores de l'année précédente, qui, après avoir végété tout l'hiver, avaient repris leur croissance au printemps. Après un nouveau ralentissement hivernal, leur développement s'achèverait l'été suivant. *Brongniartella* serait donc une plante bisannuelle. »

D'autre part, KOLDERUP-ROSENVINGE, qui avait étudié les *Brongniartella byssoides* dans son grand ouvrage sur la biologie des Rhodophycées danoises (1923-24, pp. 445-450), d'ailleurs non cité par CHEMIN, arrive à des conclusions un peu différentes. ROSENVINGE n'a pas réussi à observer de germinations dans la nature, mais il a trouvé, en hiver et au printemps, des filaments rampants donnant naissance à de courts rameaux dressés. Il se demande si ces filaments rampants proviennent de germinations de spores produites l'été précédent ou de plantes plus vieilles. Dans le premier cas, l'espèce serait annuelle, et pérennante dans le second. Il semble que ce soit à cette dernière

Source MNHN, Paris

hypothèse que s'arrête ROSENVINGE, car il indique plus loin que la plante meurt à la fin de l'année, à l'exception, dans beaucoup de cas, des filaments rampants d'où s'élèveront, au printemps suivant, des rameaux dressés. Le *Brongniartella byssoides* serait donc, dans ce cas, une Hémicryptophycée.

Je me suis un peu étendu sur la biologie du *Brongniartella* pour montrer combien il est parfois difficile d'arriver à des conclusions précises sur le mode de vie d'une espèce et sur la place à lui assigner dans la classification proposée ici.

Forme de repos constituée par un protonema

Le *Porphyra leucosticta* qui, en hiver, couvre les rochers littoraux, est également une espèce annuelle saisonnière; elle apparaît en novembre-décembre et disparaît vers le mois de mai. Les observations de P. DANGEARD, en particulier (1931, p. 87), nous font connaître sous quelle forme les *Porphyra* végètent pendant les mois où ils ne sont pas apparents. Alors que les monospores (spores neutres) des *Porphyra* germent en donnant directement et très rapidement un nouvel individu à fronde membraneuse, les carpospores, au contraire, donnent naissance à un protonema filamenteux, à développement plus lent, portant des bourgeons qui se développent ensuite en jeunes plantules. Pendant toute la période où les *Porphyra* ne sont pas apparents, ils sont donc représentés par ce protonema, qui constitue leur forme de repos.

ALGUES PÉRENNANTES

Les algues pérennantes sont constituées par celles dont le développement s'échelonne sur plusieurs années. Alors que les algues annuelles ne fructifient généralement qu'une seule fois et disparaissent ensuite, les espèces pérennantes sont le plus souvent polycarpiques. La durée de leur vie est variable, mais n'est sans doute pas très longue en général, comparée aux végétaux terrestres vivaces. Dans la plupart des cas, elle ne dépasse pas quelques années. Néanmoins, pour certains *Cystoseira* (*C. sedoides* [Desf.]) Ag., elle doit vraisemblablement dépasser dix ans. Dans certains cas, les parties âgées de l'algue se détruisent progressivement, alors que les parties plus jeunes continuent à s'accroître. C'est ce qui a lieu, par exemple, chez le *Ralfsia verrucosa*, dont la fronde en croûte circulaire s'accroît à la périphérie, tandis qu'elle se détruit vers le centre, de telle sorte que les individus âgés se présentent souvent sous l'aspect d'une couronne circulaire dont la

Source MNHN Paris

partie centrale a disparu. De même, les stolons des *Caulerpa* se détruisent à une extrémité, tandis qu'ils continuent à s'accroître par l'extrémité opposée.

On peut, parmi les algues pérennantes, distinguer plusieurs types, selon que la totalité de la fronde ou une partie seulement de celle-ci est pérennante. Dans chacun de ces deux groupes, on distinguera, d'une part, les algues dont la partie pérennante est dressée au-dessus du substratum, et, d'autre part, celles où elles sont appliquées en forme de croûte ou rampantes à la surface du substratum.

Phanérophycées

Les Phanérophycées sont les algues dont la fronde, dressée au-dessus du substratum, est entièrement pérennante. C'est le cas, par exemple, du *Codium dichotomum* et de l'*Halimeda tuna* parmi les Chlorophycées, du *Laminaria saccharina* (L.) parmi les Phéophycées, de l'*Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fr. parmi les Rhodophycées. L'accroissement de la fronde des Phanérophycées est tantôt intercalaire, tantôt terminal. Il est intercalaire et non localisé dans une région déterminée de la fronde chez les *Codium* (SHANNON et ALTMAN, 1930), ou localisé au point de jonction du stipe et de la lame (zone stipo-frondale) chez les Laminaires. Dans le cas de l'*Halimeda tuna*, au contraire, l'accroissement est terminal. La figure 9 représente un individu d'*Halimeda tuna* voisin de la forme *platydisca*, dragué au cap Béar en avril.

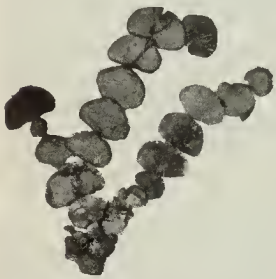


Fig. 9. — *Halimeda tuna* (Ell. et Sol.) Lamx var. *platydisca* (Decsne) Barton, individu dragué au printemps (avril) montrant les articles calcifiés datant de l'année précédente et (à gauche) un article en voie de développement non encore calcifié (en noir sur la figure). 2/3 gr. nat.

Les articles en forme de disques ou réniformes, incrustés de calcaire et d'une teinte vert blanchâtre, sont de consistance ferme; les plus âgés, situés à la base, portent en outre des Mélobésiées et des Bryozoaires. A l'une des extrémités, on distingue un des articles qui vient de se former, il est de consistance plus molle, de couleur vert sombre et encore dépourvu de calcification. Il se distingue très nettement des articles déjà calcifiés, qui se sont formés les années précédentes.

Source MNHN Paris

Parmi les Rhodophycées appartenant au groupe des Phanérophycées, on peut citer l'*Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fr. Chez cette espèce, étudiée en détail sur la côte danoise par K. ROSENVINGE (1931, pp. 554-568, fig. 542-563 *bis*), l'accroissement annuel serait, d'après cet auteur, d'environ 3 centimètres. Les plus grands individus observés par lui atteignaient 16 centimètres. Ils devaient donc être âgés d'environ 5 ans. Sur la côte basque, j'ai récolté, aux environs de Biarritz, des *Ahnfeltia plicata* dépassant 35 centimètres. Ils devaient être encore plus âgés, même en supposant que la vitesse de croissance soit plus grande sur la côte basque qu'au Danemark.

Dans les parties âgées de sa fronde, l'*Ahnfeltia plicata* montre, en section transversale, des zones de croissance concentriques, qui ne sont pas sans ressemblance avec les anneaux concentriques de bois précoce et de bois tardif que l'on observe dans les tiges ligneuses des Dicotylédones et des Gymnospermes. Ces zones de croissance ont été décrites en particulier par B. JÖNSSON (1891) et K. ROSENVINGE (loc. cit.). PRINTZ (1926, p. 63) considère ces couches comme correspondant chacune à une période de croissance annuelle. Néanmoins, ROSENVINGE fait quelques réserves à ce sujet. Dans mes échantillons hauts de 35 centimètres, récoltés à Biarritz, j'ai observé jusqu'à six zones de croissance concentriques vers la base des rameaux les plus développés. Ils seraient donc âgés, si l'on admet la conception de PRINTZ, de 6 ans.

Chaméphycées

On peut ranger dans ce groupe les algues pérennantes pour leur fronde entière ayant la forme de croûtes plus ou moins épaisses, étroitement appliquées sur le substratum. Parmi les espèces appartenant à ce type, on peut citer *Palmophyllum crassum* et *Codium adhaerens* (Chlorophycées), *Ralfsia verrucosa* et *Nemoderma tingitanum* (Phéophycées), la plupart des Mélobésiées et des Squamariacées, ainsi que le genre *Hildenbrantia* (Rhodophycées).

Chez les *Ralfsia* et les Mélobésiées, en particulier, on peut distinguer des zones d'accroissement annuelles à la fois en épaisseur et en largeur. Chez le *Ralfsia verrucosa*, en particulier, une coupe verticale d'une fronde âgée, faite en hiver, montre très nettement une couche inférieure datant de l'année précédente, surmontée d'une couche d'aspect différent, en voie de développement. A la périphérie de la fronde, on n'observe que des tissus jeunes. De même chez certains *Peyssonnelia* s'observe un accroissement en épaisseur avec formation d'hypothalles secondaires, tandis que ce mode d'accroissement fait défaut chez d'autres espèces, qui restent toujours minces et ne s'accroissent

Source MNHN Paris

que par le fonctionnement de l'assise des cellules qui bordent la périphérie de la fronde. Cet accroissement marginal périodique donne souvent à la fronde de ces espèces un aspect zoné concentriquement : les parties les plus jeunes situées à la périphérie présentant, en général, une couleur plus vive et plus claire que les parties âgées.

Chez beaucoup de Chaméphycées, les parties centrales, plus âgées, meurent les premières, ainsi que je l'ai signalé plus haut chez le *Ralfsia verrucosa*.

Les Mélobésiées pérennantes, chez lesquelles l'accroissement en épaisseur est relativement important, meurent par leur partie inférieure, tandis que la partie supérieure, qui la recouvre, reste vivante. Une fronde âgée de Mélobésiée est alors constituée d'une portion inférieure morte, souvent très épaisse et plus ou moins perforée par les algues endolithes et les animaux perforants. tandis que la partie vivante est réduite à la partie extérieure relativement très mince.

Hémiphanérophycées

Sous le nom d'Hémiphanérophycées, je propose de désigner les algues pérennantes dont une partie de la fronde dressée se détruit tous les ans. Un bon exemple de ce type est fourni par le *Cystoseira sedoides* (Desf.) C. Ag., espèce spéciale aux côtes d'Algérie et du nord de la Tunisie, et que j'ai eu l'ocasion d'étudier à Cherchell (FELDMANN, 1931, p. 219).

Cette algue est constituée par une tige dressée, épaissie, simple ou peu ramifiée, pouvant atteindre, dans les très vieux individus, 1 mètre de long. Cette tige, fortement fixée aux rochers par un large disque charnu, est couverte de la base au sommet de rameaux courts, ramifiés et hérissés d'épines. Ces rameaux, au début de l'été, atteignent 10 centimètres de long, et l'ensemble de la plante a alors, selon la comparaison de C. SAUVAGEAU, l'aspect d'un « écouvillon ou d'une brosse à bouteilles ». Au cours de l'été, l'algue perd progressivement tous ses rameaux, de telle sorte qu'à la fin de l'automne elle est réduite à sa tige vivace, couverte des cicatrices des rameaux, et présentant alors l'aspect d'une grosse corde noirâtre généralement recouverte d'épiphytes variés (*Jania rubens*, en particulier). En janvier, cette tige se recouvre sur toute sa longueur de petits bourgeons destinés à donner de nouveaux rameaux annuels; ils ne dépassent pas, à cette époque, 1 centimètre de long; ils atteignent 3 centimètres en mars, 6 à 8 en mai; en juin, ils présentent leur taille définitive (fig. 10).

Le *Cystoseira sedoides* est donc constitué par une partie pérennante, le tronc, portant de nombreux rameaux annuels, disparaissant à

Source MNHN Paris

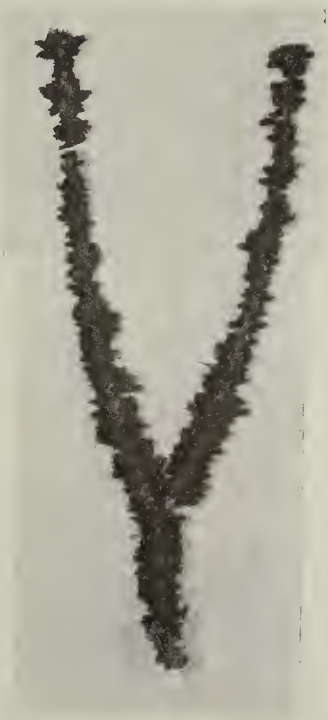


Fig. 10. — *Cystoseira sedoides* (Desf.) Ag., forme d'hiver récoltée en janvier 1930 à Cherchell. Les rameaux secondaires commençant à se développer. Réduit de moitié.

Source MNHN Paris

Fig. 11. — *Cystoseira sedoides* (Desf.) Ag., forme d'été, récoltée fin juin à Cherchell. Réduit de moitié.

Source MNHN, Paris

l'automne. Ce mode d'évolution se retrouve chez beaucoup d'autres *Cystoseira* d'une manière plus ou moins nette. Dans le cas des *Cystoseira* à tophules (*C. spinosa*, par exemple), chez lesquels les rameaux naissent d'un renflement appelé tophule, inséré sur la tige, il y a formation, pendant la période de végétation, de tophules vierges groupés au sommet de la tige et dépourvus de rameaux, alors qu'au-dessous les tophules formés l'année précédente portent des rameaux épineux fertiles. Ces rameaux disparaissent au début de l'automne, et les tophules vierges donnent naissance, au printemps suivant, à de nouveaux rameaux épineux, qui disparaîtront à l'automne.

Le *Laminaria Cloustonii* Edmst. est également une hémiphanérophycée à stipe pérennant et à lame annuelle. Le mode de renouvellement de cette lame est classique, et il n'y a pas lieu d'y insister ici.

Parmi les Rhodophycées hémiphanérophycées, on peut citer le *Rodriguezella Strafforellii*, constitué par une partie pérennante dressée, cylindrique, ramifiée, donnant naissance à des frondes annuelles foliacées apparaissant au printemps et se détruisant à l'automne. De même, le *Polysiphonia elongata* présente une partie inférieure fortement cortiquée, qui seule persiste en automne et en hiver, et qui, au printemps (février-mars), redonne de nouveaux ramules fructifères. Il en est également de même pour le *Sphaerococcus coronopifolius*, dont tous les rameaux fins, généralement chargés de cystocarpes, disparaissent à l'automne ; seuls, les rameaux principaux persistent pendant l'hiver. Au printemps, l'aspect de la plante est très caractéristique (fig. 12) ; la partie pérennante, de consistance dure et de couleur sombre, se distingue nettement par son aspect des jeunes ramules en voie de développement, qui sont d'une belle couleur rose clair et d'un aspect plus fragile.

Fig. 12. — *Sphaerococcus coronopifolius* (Good. et Wood.) Ag., fragment d'un individu récolté en février, montrant les gros rameaux datant de l'année précédente portant de jeunes ramules plus grêles et de couleur rose plus pâle (gr. nat.).

Alors que le *Sphaerococcus coronopifolius* est pérennant dans la

Source : MNHN, Paris

Méditerranée, il serait annuel à l'île de Man (Mer d'Irlande), d'après Margery KNIGHT et Mary PARKE (1931, p. 83). Si le fait est exact, (HARVEY, dans le *Phycologia Britannica*, indique cette espèce comme pérennante), le *Sphaerococcus* se comporterait comme certains phanérogames, qui sont annuels dans les régions froides et vivaces dans les régions chaudes. Ce qui a lieu, par exemple, pour le Ricin (*Ricinus communis* L.).

Un type intéressant d'Hémiphanérophycée est fourni par le *Delesseria sanguinea* (L.) Lamour., étudié en particulier par K. ROSENVINGE (1923-1924, p. 475). C'est une espèce pérennante pouvant vivre, d'après ROSENVINGE, quatre à cinq et peut-être même sept ans. Chaque année, le limbe des « feuilles » de cette algue se détruit en général au début de l'automne, tandis que la « nervure médiane » aux cellules bourrées d'amidon persiste. C'est sur cette nervure médiane que naîtront en automne et en hiver les petites folioles portant les organes reproducteurs. Au printemps, de nouvelles pousses développées sur la nervure médiane de l'ancienne feuille redonneront les larges feuilles nervées caractéristiques de cette espèce. Dans le cas du *Delesseria sanguinea*, la période de fructification ne coïncide donc pas avec la période végétative, et l'apparition des organes reproducteurs a lieu après la disparition des organes assimilateurs, le développement des organes reproducteurs s'effectuant aux dépens des matières de réserve accumulées pendant l'été dans la nervure médiane pérennante.

Hémicryptophycées

Je propose de réunir sous ce nom les espèces pérennantes dont les parties dressées de la fronde se détruisent entièrement chaque année, vers la fin de la période de végétation. On peut distinguer deux types d'Hémicryptophycées, selon que la partie pérennante de l'algue est constituée par un disque charnu généralement susceptible d'assimiler pendant la période où il représente à lui seul la plante, ou par des rhizomes ou des stolons rampants, généralement chargés de matières de réserve et chez lesquels l'assimilation est arrêtée, ou du moins fortement ralentie pendant la période de repos.

Parmi les Hémicryptophycées à disque, on peut prendre comme type le *Rissoella verruculosa*, espèce commune sur les côtes méditerranéennes, et qui a été jusqu'ici considérée à tort comme annuelle.

Les frondes dressées de cette espèce (Pl. VIII, photo 15), si caractéristiques des stations battues de l'étage littoral, minuscules au début de l'hiver, s'accroissent rapidement pendant l'hiver et le printemps, pour atteindre leur taille maximum en mai ou juin et disparaître progressivement au cours de l'été. Si l'on examine un *Rissoella* à cette

Source MNHN Paris

époque (août, septembre), on constate que les frondes dressées, en voie de destruction, sont insérées sur un large disque brunâtre, étroitement appliqué sur les rochers, ressemblant à une fronde de *Ralfsia*, et pouvant atteindre 4 à 5 centimètres de diamètre. En septembre, ce disque est couvert de nombreuses petites pousses cylindriques, hautes à peine d'un millimètre, qui se développeront ultérieurement en de nouvelles lames dressées (fig. 13). En octobre, les vieilles frondes du *Rissoella* ont complètement disparu, et la plante n'est plus représentée, à cette époque, que par ses disques assimilateurs, couverts de petites pousses dressées.

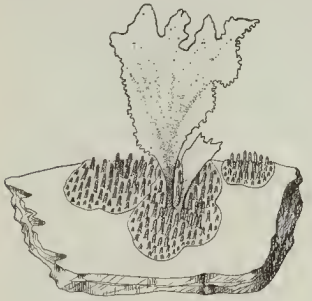


Fig. 13. — *Rissoella verruculosa* (Bertol.) J. Ag. État de l'algue à la fin de septembre; on distingue deux frondes dressées en voie de destruction au sommet et les disques vivaces couverts de jeunes pousses cylindro-coniques. (Gr. nat.).

Une autre Rhodophycée méditerranéenne (*Alsidium corallinum*) présente le même mode de développement et possède un large disque charnu, assimilateur, pérennant, portant des pousses dressées annuelles.

Parmi les Phéophycées, il y a lieu de mentionner le *Cladostephus verticillatus*, qui est également une Hémicryptophycée à disque. Cette espèce, étudiée en détail par SAUVAGEAU (1900-1914, p. 488), possède un disque pérennant plus ou moins circulaire, large de 1 à 3 centimètres et même plus, dont l'aspect et le mode de développement rappellent beaucoup ceux d'un *Ralfsia*. De ces disques s'élèvent, au printemps, des pousses indéfinies, dressées, pourvues de verticilles de rameaux. La destruction de ces parties dressées se fait en deux temps; à l'automne, la plante perd la plus grande partie de ses rameaux verticillés, en même temps que se développent d'autres rameaux très courts portant des sporanges et réunis en manchons denses sur certaines parties des pousses dressées (manchons microblastiques). La fructification a lieu en hiver, et c'est seulement au printemps suivant que disparaissent les pousses indéfinies produites à la même époque l'année précédente.

Alors que, dans les Hémicryptophycées à disque, cet organe, qui représente à lui seul la plante pendant la saison défavorable, continue à assimiler pendant cette période, les stolons et les rhizomes, qui constituent la partie pérennante des Hémicryptophycées, que nous allons examiner maintenant, sont surtout des organes de réserve. Ces stolons

Source MNHN, Paris

et ces rhizomes, souvent pauvres en pigments assimilateurs, couverts d'épiphytes et à demi enfouis dans le sable ou la vase, doivent présenter des phénomènes d'assimilation très ralentis. Ils sont, par contre, riches en matières de réserve susceptibles de fournir, aux jeunes pousses auxquelles ils donnent naissance, les matériaux nécessaires à leur premier développement.

Parmi les Hémicryptophycées à rhizomes et à stolons rampants, on peut citer l'*Udotea petiolata*, dont les lames flabelliformes, dressées, ne persistent guère plus d'une année et disparaissent en hiver, alors

Fig. 14. — *Acanthophora Delilei* Lamour.
Individu récolté en juin à Carthage (Tunisie). Réduit de moitié.

que les stolons formés de filaments blanchâtres, enchevêtrés, sont pérennants et donnent naissance au printemps à de nouvelles lames pétiolées. De même, dans la Méditerranée tout au moins, le *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamour. perd en automne la plupart de ses frondes foliacées et est réduit, pendant une grande partie de l'hiver, à ses rhizomes jaunâtres enfouis dans la vase (RAPHÉLIS, 1925, p. 170) (1).

On peut rattacher à ce type le *Bryopsis muscosa*, qui apparaît à Banyuls en novembre-décembre pour disparaître en juin-juillet. Les observations de FOTT (1933) ont montré qu'à la fin de la période de végétation tous les filaments dressés disparaissent après avoir perdu peu à peu toutes leurs pinnules (FELDMANN, 1929, p. 729), et il ne subsiste de la plante que les rhizoïdes rampants dans les anfractuosités

(1) Il n'en est vraisemblablement pas de même dans les régions tropicales où cette espèce existe (Antilles) et où la température de l'eau demeure élevée pendant toute l'année. De même sur les côtes tunisiennes, le *Caulerpa prolifera* ne perd pas complètement ses frondes foliacées en hiver.

Source MNHN Paris

du substratum. Ces rhizoïdes présentent souvent des cloisonnements, et des kystes se forment à leur intérieur.

Parmi les Phéophycées, on peut citer le cas du *Dictyopteris membranacea*, dont la fronde dressée est annuelle, la seule partie pérennante étant constituée par la base de la fronde entourée d'un feutrage dense de rhizoïdes d'où s'élèvent, à la fin de l'automne, de nouvelles frondes membraneuses.

Fig. 15. — *Acanthophora Delilei* Lamour.
Individu de la même localité que le précédent, récolté en janvier. Réduit de moitié.

Parmi les Rhodophycées, l'exemple du *Gymnogongrus nicaeensis* est également très caractéristique. Chez cette algue, la partie pérennante est constituée par des stolons allongés, peu colorés, rampant souvent à l'intérieur d'éponges encroûtantes et du *Palmophyllum crassum*, alors que les frondes dressées, membraneuses, sont annuelles, apparaissant en hiver et se détruisant au cours de l'été.

Dans certains cas, la destruction des parties annuelles a lieu en deux temps, c'est ce qui se produit chez l'*Acanthophora Delilei* Lamour., Rhodomélacée tropicale assez commune aux environs de Tunis. La partie pérennante de cette algue est constituée de rhizomes courts et charnus, portant des frondes annuelles dressées, formées de rameaux pourvus eux-mêmes de ramules secondaires épineux. La fig. 14 donne l'aspect de la plante encore jeune, d'après un échantillon récolté en juin. Au début de l'hiver, les ramules secondaires tombent d'abord, en commençant par les ramules les plus âgés situés vers la base, c'est à cet état que se trouve l'échantillon figuré ci-joint (fig. 15), récolté en janvier. On voit que les rameaux sont à peu près dépourvus de ramules, sauf au sommet; les rameaux primaires eux-mêmes ne tardent pas à disparaître pour être remplacés par de nouveaux rameaux annuels issus des rhizomes, et dont on distingue le début vers la base de la touffe.

Source MNHN Paris

Le tableau suivant (Tableau VI) résume les caractères distinctifs des principaux types biologiques d'algues marines.

TABLEAU VI

Types biologiques des algues marines

I. — ALGUES ANNUELLES.

- Algues se rencontrant toute l'année. Plusieurs générations annuelles en général. Les spores ou les œufs germent immédiatement sans présenter de période de repos ..... ***Ephemérophycées*** ....
  - *Enteromorpha compressa.*
  - *Cladophora* sp.
  - *Polysiphonia subulata.*
  - *Ceramium robustum.*
- Algues ne se rencontrant que pendant une période déterminée de l'année
  - Algues présentes le reste de l'année sous une forme microscopique particulière (prothalle ou pléthysmothalle) ***Éclipsiophycées.*** . . . .
    - à prothalle .....
      - *Phyllaria.*
      - *Sporochnus.*
      - *Nereia.*
    - à pléthysmothalle .....
      - *Liebmannia.*
      - nombreuses Phéosporées.
  - Algues passant la saison défavorable sous forme de repos ***Hypnophycées.*** . . . . Forme de repos constituée par .....
    - des spores : *Spongomorpha lanosa.*
    - des œufs : *Vaucheria piloboloides.*
    - des hormogones : *Rivularia bullata. R. mesenterica.*
    - des acinètes : *Ulothrix pseudoflocca.*
    - des germinations quiescentes : *Halymenia Rodrigueziana. Dudresnaya.*
    - un protonema : *Porphyra.*

II. — ALGUES PERENNANTES.

- Algues dont la partie permanente est constituée par
  - La fronde entière
    - Fronde dressée au-dessus du substratum. ***Phanérophycées*** . . .
      - *Codium dichotomum.*
      - *Halimeda tuna.*
      - *Vidalia volubilis.*
      - *Phyllophora nervosa.*
    - Fronde en croûte appliquée sur le substratum ..... ***Chaméphycées*** .....
      - *Palmophyllum crassum.*
      - *Hildenbrandia.*
      - *Peyssonnelia.*
      - *Mélobésiées.*
  - Une partie de la fronde, à savoir ....
    - Une partie seulement de la fronde dressée (tronc, stipe ou rameaux principaux)... ***Hémiphanérophycées.*** .
      - *Cladophora pellucida.*
      - *Cystoseira. Sargassum.*
      - *Laminaria Cloustonii.*
      - *Polysiphonia elongata.*
      - *Rodriguezella.*
      - *Sphaerococcus.*
    - La partie basale de la fronde seulem[t] (toute la partie dressée étant annuelle). ***Hémicryptophycées***
      - Un disque charnu assimilateur .....
        - *Cladostephus.*
        - *Rissoella.*
        - *Alsidium corallinum.*
        - *Gymnogongrus Griffithsiæ.*
      - Partie pérennante constituée par . . Des rhizomes ou des stolons rampants riches en réserve ...
        - *Udotea.*
        - *Acetabularia.*
        - *Bryopsis muscosa.*
        - *Gymnogongrus nicaeensis.*

Source MNHN Paris

CHAPITRE XII

PÉRIODES DE VÉGÉTATION ET PHÉNOLOGIE

Périodes de végétation

L'examen de la végétation marine d'une même région, aux différentes époques de l'année, montre que la composition de la flore algale varie beaucoup selon les saisons. Si certaines espèces se rencontrent dans toutes les saisons sous le même aspect et dans le même état (Ephémérophycées, Phanérophycées, Chaméphycées), beaucoup d'autres, au contraire, ne se rencontrent à l'état de végétation active que pendant certaines saisons, passant le reste de l'année à l'état de repos. Pendant ce temps elles peuvent subsister sous un aspect différent de celui qu'elles présentent pendant les périodes de végétation active (Hémiphanérophycées et Hémicryptophycées), ou disparaître complètement comme beaucoup d'espèces annuelles (Eclipsiophycées et Hypnophycées).

Mes fréquents séjours à Banyuls à tous les mois de l'année, complétés par des observations faites en Algérie, m'ont permis de suivre l'évolution annuelle de beaucoup d'espèces et de me rendre compte de la durée et de l'époque de leurs périodes de végétation.

Si l'on compare la flore hivernale (janvier, février) et la flore estivale (juillet, août), on est frappé par les différences qui existent dans la composition floristique de la végétation marine à ces deux saisons de l'année.

En hiver, dominent les espèces atlantiques boréales, qui, grâce à la faible température de l'eau à cette époque, peuvent effectuer leur développement dans des conditions favorables. C'est le cas, par exemple, des *Ulothrix flacca*, *pseudoflacca*, *subflaccida*, *Bangia fuscopurpurea*, *Porphyra leucosticta*, *umbilicalis*, *linearis*, etc. En même temps, on note l'absence de la plupart des espèces d'affinité tropicale, qui caractérisent la végétation estivale.

En été, en effet, ces espèces tropicales et subtropicales présentent leur maximum de développement, alors que les espèces boréales et subarctiques ont, pour la plupart, disparu.

Source MNHN Paris

Parmi ces espèces d'affinité tropicale et à végétation estivale, on peut citer : *Siphonocladus pusillus*, *Acetabularia mediterranea*, *Pseudobryopsis myura*, *Liagora viscida* et *distenta*, *Scinaia complanata*, *Hypnea musciformis*, etc...

L'influence de la température sur la période de végétation des algues est tout à fait nette, tout au moins en ce qui concerne les algues vivant près de la surface (étages littoral et infralittoral supérieur). En ce qui concerne les algues de profondeur, un autre facteur joue le rôle principal, c'est la lumière, trop peu intense en hiver pour permettre à beaucoup d'algues de se développer, alors que la température, peu variable en profondeur, ne joue qu'un rôle secondaire. Aussi la flore de profondeur est-elle beaucoup plus riche en été qu'en hiver. A cette dernière saison, elle ne présente qu'un nombre assez restreint d'espèces, la plupart pérennantes et en état de repos à cette époque.

Comparaison des périodes de végétation de quelques algues dans la Méditerranée et dans l'Atlantique boréal

La comparaison des périodes de végétation d'algues de la Méditerranée, existant aussi dans la Manche et l'Atlantique boréal, vient confirmer l'importance du rôle que la lumière et surtout la température jouent dans les périodes de végétation des algues marines. Cette comparaison met en particulier en évidence que, pour beaucoup d'espèces, le développement ne peut s'effectuer complètement qu'entre certaines limites de température, maxima et minima, limites assez précises et qui sont à peu près les mêmes dans la Méditerranée et l'Atlantique boréal. Ce fait explique que certaines espèces soient hivernales et vernales dans la Méditerranée, où la température, trop élevée pour elles en été, s'oppose à leur développement pendant cette saison ; alors que ces mêmes espèces sont estivales dans l'Atlantique boréal, où leur absence en hiver s'explique par la trop faible température de l'eau à cette époque.

On peut distinguer plusieurs types d'algues dont les périodes de végétation comparées dans la Manche et la Méditerranée sont tantôt les mêmes, tantôt différentes.

I. *Algues à période de végétation estivale dans la Méditerranée et dans la Manche*

A ce type appartiennent un certain nombre d'algues localisées en profondeur, où les variations de température sont relativement faibles, mais qui ne peuvent se développer que pendant la période où l'éclaire-

Source MNHN Paris

ment est assez intense, c'est-à-dire pendant l'été. C'est donc au facteur lumière qu'il faut attribuer l'absence de ces espèces en hiver.

C'est le cas, par exemple, du *Sporochnus pedunculatus*, qui, dans la Méditerranée, apparaît en avril et se rencontre à l'état fertile de juin à octobre, et qui, dans la Manche, ne se rencontre également qu'en été. Il en est de même de l'*Arthrocladia villosa*, qui, dans la Méditerranée et dans la Manche, ne s'observe que de juin à septembre.

II. *Algues à période de végétation hivernale et vernale dans la Méditerranée et dans la Manche*

Ce sont des espèces d'eau froide, qui disparaissent dès que la température devient trop élevée. Un bon exemple de ce type est fourni par les *Ulothrix*.

L'*Ulothrix flacca*, en particulier, ne se rencontre à Banyuls que de décembre à avril. Dans la Manche, il a été observé de janvier à avril, à Cherbourg (THURET in herb.). Dans les régions plus septentrionales, cette espèce est plus tardive; c'est ainsi qu'à l'île de Man, M. KNIGHT et M. PARKE (1931, p. 48) le signalent en été; au nord de la Scandinavie (Finmark), FOSLIE (1890) l'a récolté en août; au Groenland, K. ROSENVINGE (1893) l'a observé de mars à juillet.

III. *Algues à période de végétation hivernale et vernale en Méditerranée et estivale dans la Manche*

Comme dans le cas de l'*Ulothrix flacca*, il s'agit ici d'espèces boréales, mais remontant moins haut vers le nord et n'exigeant pas des températures aussi basses que celles du groupe précédent.

C'est le cas, par exemple, du *Nemalion helminthoides*, Ephémérophycée à germinations quiescentes qui, dans la Manche, apparaît en juin pour disparaître en octobre et y est, par conséquent, exclusivement estival. Au contraire, à Banyuls, le *Nemalion helminthoides* apparaît en novembre-décembre et atteint sa taille maximum (jusqu'à 60 centimètres de long) en avril; il disparaît ensuite peu à peu par destruction progressive de sa partie distale. En juillet, il a souvent complètement disparu des localités où il était abondant en avril, mais dans les stations fortement battues où l'eau ne s'échauffe pas et qui sont protégées de l'insolation directe, certains individus peuvent persister jusqu'en octobre. Dans ces mêmes stations, on observe parfois, à la fin de l'été et au début de l'automne, des individus jeunes, comparables, par leur état de développement, à ceux que l'on observe normalement en février-mars, et qui proviennent vraisemblablement de

Source : MNHN, Paris

germinations issues de plantes ayant fructifié à la fin du printemps précédent, et dont la période de repos à l'état de germination quiescente a été raccourcie grâce aux conditions favorables (faible échauffement de l'eau et intensité lumineuse réduite).

IV. *Algues à période de végétation estivale dans la Manche et se rencontrant toute l'année en Méditerranée*

A ce groupe appartient le *Padina Pavonia*. Dans la Manche, cette espèce est uniquement estivale, apparaissant en juin pour disparaître en octobre. Dans la Méditerranée, au contraire, cette espèce se rencontre toute l'année; les spores émises en été germent au début de l'automne, et, fin novembre, j'ai récolté à Banyuls des individus atteignant déjà 2 cm. 5 de haut. La plante se développe ensuite, d'abord lentement pendant l'hiver, puis plus rapidement, et présente son maximum d'abondance en mai-juin. Après cette époque, beaucoup d'individus, surtout parmi ceux situés à très faible profondeur et dans les stations très ensoleillées, disparaissent. Ceux situés dans les stations plus abritées persistent jusqu'en septembre; ils atteignent alors une très grande taille, mesurant jusqu'à 24 centimètres de diamètre. Au cours de l'été, les spores émises au début de la période de fructification germent en donnant de petits individus moins développés et moins nombreux que ceux nés à l'automne précédent, et qui persistent jusqu'en hiver. La période de végétation du *Padina Pavonia* à Banyuls est donc beaucoup plus longue que dans la Manche, et il existe deux générations annuelles au lieu d'une, la génération estivale, moins favorisée par les conditions de température, étant moins développée que la génération hivernale et vernale.

V. *Algues à période de végétation hivernale et vernale dans la Méditerranée, se rencontrant toute l'année dans la Manche*

Les espèces de ce groupe sont à comparer avec celles du groupe II. On peut prendre, comme exemple, le cas du *Porphyra umbilicalis*, qui, à Banyuls, apparaît en décembre et disparaît fin avril, alors que, dans la Manche, il se rencontre à peu près toute l'année en présentant un maximum d'abondance au printemps.

Un autre exemple du même type est fourni par le *Callithamnion corymbosum*, espèce uniquement hivernale à Banyuls, où je ne l'ai observée que pendant les mois de janvier et de février, époque à laquelle elle est relativement abondante. Dans la Manche, au contraire, ainsi que dans les régions plus septentrionales, comme au Danemark

Source : MNHN, Paris

(K. ROSENVINGE, 1917), le *Callithamnion corymbosum* se rencontre toute l'année en présentant un maximum d'abondance en juillet et août. Dans ces régions, cette algue présente plusieurs générations annuelles et se comporte comme une Ephémérophycée, alors que dans la Méditerranée elle ne possède peut-être qu'une seule génération annuelle avec une très longue période de repos : elle doit alors être considérée comme une Hypnophycée.

ALTERNANCE SAISONNIÈRE DE VÉGÉTATION ET DIMORPHISME SAISONNIER (ESPÈCES JUMELLES)

L'expression d'alternance saisonnière de générations (Seasonal alternation of generations) a été créée par SVEDELIUS en 1927, pour définir le phénomène présenté par le *Ceramium corticatulum* Kylin dans la Baltique, et par plusieurs autres Floridées annuelles.

Chez le *Ceramium corticatulum*, les individus tétrasporiques existent seuls à la fin de l'automne et en hiver, et les individus sexués se rencontrent seulement à la fin de l'été. Ces plantes sexuées doivent dériver des tétraspores émis au printemps et au début de l'été par les individus tétrasporiques ayant passé l'hiver. Les carpospores émises par les individus sexués à la fin de l'été donnent naissance à des individus tétrasporiques qui passent l'hiver.

Ces individus tétrasporiques présentent donc une période de végétation beaucoup plus longue que les individus sexués, dont la durée est éphémère. « L'alternance de générations du *Ceramium corticatulum* a donc le caractère d'une alternance saisonnière de générations dont le gamétophyte est une algue éphémère et estivale, et la plante tétrasporique une algue hivernale à durée de vie plus longue. »

Je n'ai pas observé de tels cas d'alternance saisonnière de générations dans la Méditerranée, où ils seraient à rechercher.

Certaines algues méditerranéennes présentent, par contre, un « dimorphisme saisonnier », en attribuant à ce terme le sens que lui a donné R. VON WETTSTEIN (1906), au cours de ses recherches sur les phanérogames présentant des phénomènes analogues.

On sait, en effet, que certains phanérogames, comme par exemple les *Euphrasia* et les *Gentiana*, présentent, à l'intérieur d'une même espèce linnéenne, des jordanons se correspondant deux à deux, mais dont l'un se développe et fleurit au printemps, et l'autre à la fin de l'automne. Ils se trouvent donc isolés sexuellement par suite de leur époque de floraison différente, ce qui favorise la fixation de leurs caractères différentiels. Le terme de dimorphisme saisonnier appliqué à ce phénomène a donc un sens bien différent de celui que lui attri-

Source MNHN Paris

buent les entomologistes pour certains Lépidoptères, dont les individus, présentant des caractères différents aux diverses saisons, appartiennent à la même lignée. Chez les *Euphrasia*, au contraire, comme dans le cas des Seiches étudiées par CUÉNOT (1933), les formes saisonnières appartiennent à des lignées différentes et n'ont entre elles d'autre lien génétique qu'une même origine phylogénétique présumée. CUÉNOT (1936) propose d'adopter pour ces formes saisonnières l'expression d'*espèces jumelles*. De telles espèces jumelles existent aussi chez les algues marines.

C'est ainsi que deux *Polysiphonia* méditerranéens : *P. sertularioides* et *P. tenerrima* constituent deux espèces voisines l'une de l'autre (le *Polysiphonia tenerrima* étant même considéré par certains auteurs, HAUCK en particulier, comme une simple variété du *P. sertularioides*), se développant à deux époques différentes de l'année.

Le *Polysiphonia sertularioides* est commun à Banyuls, en hiver et au printemps, de décembre à mai, sur les rochers battus situés au-dessus du niveau et dans les cuvettes littorales. En été, il a généralement complètement disparu, et sa récolte à cette saison est tout à fait exceptionnelle.

Le *Polysiphonia tenerrima*, au contraire, de plus petite taille et toujours épiphyte sur les vieux individus de *Nemalion helminthoides*, à l'intérieur des tissus duquel il envoie des rhizoïdes, ne se rencontre, à Banyuls, que de juin à septembre. Ces deux espèces, bien que très voisines l'une de l'autre, sont nettement distinctes. Toutes deux présentent en abondance des tétrasporanges et des organes sexués. Il ne s'agit donc pas là d'une alternance saisonnière de générations, mais d'espèces jumelles.

Dans certains cas, les espèces jumelles sont encore plus voisines morphologiquement que dans le cas précédent. C'est ainsi qu'il existe dans la Méditerranée deux espèces voisines de *Cutleria* : *Cutleria multifida* et *Cutleria monoica*, qui ont été longtemps confondues.

La première de ces deux espèces vit au printemps (avril-mai), près du niveau; la seconde en été, à une profondeur plus grande. Ces deux espèces, ainsi que leurs sporophytes (*Aglaozonia parvula* et *Aglaozonia chilosa*), se ressemblent beaucoup et leur distinction, d'après leur morphologie externe, est souvent difficile. Le *Cutleria monoica* diffère du *Cutleria multifida* par la structure anatomique de son gamétophyte, dont les cellules internes sont plus grandes et les cellules corticales externes disposées généralement en une seule assise de cellules, alors qu'il y en a plusieurs chez le *Cutleria multifida*. De plus, le *Cutleria monoica* est monoïque, alors que le *Cutleria multifida* est dioïque. Néanmoins, les caractères distinctifs de ces deux espèces ne

Source MNHN Paris

sont pas toujours constants. J'ai, en effet, récolté à plusieurs reprises, en été, à Banyuls, à une profondeur de 25 à 28 mètres, un *Cutleria* tout à fait identique morphologiquement au *Cutleria multifida*, et dioïque comme lui, mais qui présente les caractères anatomiques du *Cutleria monoica*. Dans la même localité vit un *Aglaozonia*, qui semble se rapprocher plus de l'*Aglaozonia chilosa* que de l'*Aglaozonia parvula*. C. SAUVAGEAU, que j'avais consulté à ce sujet, avait estimé qu'il s'agissait de *Cutleria monoica* exceptionnellement dioïque. C'est également mon avis, mais ces échantillons montrent que les caractères de l'espèce *Cutleria monoica* ne sont pas encore bien fixés, à Banyuls, et qu'il y a lieu de le considérer comme une forme estivale et de profondeur du *Cutleria multifida*, qui, par suite de son isolement du type dans l'espace et dans le temps, est en voie de devenir une espèce distincte pour constituer avec lui un couple de formes saisonnières, ou mieux d'espèces jumelles.

Un autre exemple de ces formes jumelles m'a été fourni par l'*Asperococcus bullosus*. Cette Phéophycée est abondante à Banyuls, dans les stations calmes situées près du niveau, de janvier à mai. Elle fait complètement défaut dans ces stations pendant l'été, mais, à cette saison, j'ai fréquemment dragué en août et septembre, par 18 à 30 m. de profondeur, un *Asperococcus* que je rapporte également à l'*Asperococcus bullosus*, dont il présente tous les caractères principaux. Il ne diffère de la forme hivernale de surface que par sa taille plus réduite, sa teinte plus claire et son aspect plus fragile. La structure, et notamment la disposition des sores de sporanges pluriloculaires, est identique dans les deux formes. La seule différence réside dans la taille des cellules corticales externes, qui sont beaucoup plus grandes dans la forme de profondeur que dans la forme de surface. Dans la forme de surface, ces cellules mesurent 20-30 μ dans leur plus grande largeur, alors que, dans la forme de profondeur, elles atteignent et même dépassent 50 μ. Cette forme estivale de profondeur (*Asperococcus bullosus* f. *profundus* nob.) constitue, avec la forme hivernale de surface, un couple de formes jumelles qui, vraisemblablement sans rapports génétiques directs entre elles, mériteraient peut-être d'être considérées comme deux petites espèces distinctes.

PHÉNOLOGIE DES ORGANES REPRODUCTEURS DES ALGUES MARINES DE LA COTE DES ALBÈRES

La phénologie des organes reproducteurs des algues de la Méditerranée est encore assez mal connue. Les travaux de DE TONI (1922-1923) fournissent quelques renseignements intéressants sur ce sujet,

Source MNHN Paris

malheureusement ils ne portent que sur quelques familles de Floridées, et, de plus, ils ne sont basés que sur les renseignements puisés dans la bibliographie et l'examen d'échantillons d'herbier d'origines variées. Pour arriver à établir d'une manière précise les périodes de reproduction des algues d'une région donnée, il est nécessaire d'y effectuer de nombreuses récoltes à toutes les périodes de l'année, et de ne pas se fier uniquement au matériel d'herbier, réuni le plus souvent dans un but différent et provenant souvent de récoltes effectuées à certaines époques de l'année seulement, et toujours les mêmes.

FUNK (1927), à Naples, a donné un intéressant tableau des saisons de fructification de bon nombre d'algues de cette région ; malheureusement, beaucoup d'espèces n'y figurent pas ou n'y sont indiquées que par le nom de genre.

Dès mes premiers séjours à Banyuls, j'ai noté avec soin, à chaque excursion, la nature des organes reproducteurs présentés par les algues que je récoltais; chaque fois que cela a été possible, des échantillons d'herbier ou dans des liquides conservateurs ont été préparés, qui m'ont permis une vérification ultérieure de la détermination spécifique et de la nature des organes reproducteurs. Ces observations m'ont permis de dresser les tableaux annexés à ce chapitre, comprenant toutes les Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées de la côte des Albères, chez lesquelles j'ai observé des organes reproducteurs, classées d'après leur saison de fructification et indiquant également la nature des organes observés lorsqu'une espèce en présente plusieurs.

Il y a lieu de noter, toutefois, que ces tableaux ne sont pas limitatifs, et qu'il est très possible que certaines espèces soient observées à l'état fertile à d'autres époques que celles indiquées sur ces tableaux, car je n'y ai mentionné que les données certaines que j'ai pu réunir personnellement et sans tenir compte des documents bibliographiques, ni même de mes observations personnelles faites dans des régions de la Méditerranée autres que celle de Banyuls.

Certaines espèces, vivant à la fois près du niveau et en profondeur, présentent dans ces deux stations une phénologie différente. Dans les tableaux suivants, un astérisque précédant le nom d'espèce indique qu'à l'époque considérée ce sont seulement les individus vivant en profondeur qui étaient fertiles.

On comparera avantageusement ces tableaux avec ceux dressés, pour les algues de l'île de Man (Mer d'Irlande), par Misses KNIGHT et PARKE (1931), et par FUNK (1927) pour le golfe de Naples. Cette comparaison mettra en évidence les différences et les analogies existant dans la phénologie des espèces communes à ces régions.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VII

Epoques de fructification des Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées de la cote des Albères

Printemps (Mars, Avril, Mai)

CHLOROPHYCÉES

Platymonas tetrathele.
Ulothrix flacca (gamètes).
Ulothrix pseudoflacca (acinètes).
Endoderma viride.
Enteromorpha intestinalis.
Enteromorpha compressa.
Enteromorpha Linza.
Ulva lactuca.
Cladophora dalmatica.
Cladophora crystallina.
Chaetomorpha aerea.
Bryopsis muscosa.
Derbesia Lamourouxii.

PHÉOPHYCÉES

Ectocarpus siliculosus ∞.
Ectocarpus confervoides ∞.
Ectocarpus irregularis ∞.
Ectocarpus Battersii ∞.
Ectocarpus Valiantei ∞.
Streblonema sphaericum ◯.
Myrionema strangulans ∞.
Ascocyclus orbicularis ∞.
Nemoderma tingitanum.
Ralfsia verrucosa ◯.
Liebmannia Leveillei ◯.
Castagnea mediterranea ∞.
Giraudia sphacelarioides.
Scytosiphon Lomentaria ∞.
Asperococcus bullosus ∞.
Asperococcus compressus ◯.
Sphacelaria hystix ♀ et propag.
Sphacelaria cirrosa propag.
Phyllaria reniformis.
Cutleria multifida ♀ ♂.
Cutleria adspersa ♀ ♂.
Dilophus Fasciola ⊕.
Dilophus ligulatus ⊕.
Cystoseira barbata.
Cystoseira mediterranea.
Cystoseira spinosa.
Cystoseira caespitosa.
Cystoseira crinita.
Cystoseira abrotanifolia.

RHODOPHYCÉES

Bangia fuscopurpurea ♀ ♂.
Porphyra leucosticta ♀ ♂.
Porphyra linearis ♀ ♂.
Porphyra umbilicalis ♀ ♂.
Erythrotrichia carnea ◯.
Erythrotrichia ciliaris ◯.
Erythrocladia subintegra ◯.
Acrochaetium moniliforme ◯.
Acrochaetium Duboscqii ◯.
Acrochaetium virgatulum ◯.
Acrochaetium Daviesii ◯.
Nemalion helminthoides ⚥.
Bonnemaisonia asparagoides ⚥.
Asparagopsis armata ♂ ♀.
Peyssonnelia rubra ⊕.
Hildenbrandia prototypus ⊕.

Source : MNHN, Paris

Lithothamnium Philippii.
Mesophyllum lichenoides ♀.
Lithophyllum (Dermatolithon) pustulatum.
Lithophyllum (Dermatolithon) hapalidioides.
Lithophyllum ? Notarisii.
Melobesia (Litholepis) mediterranea ⊕
Amphiroa Beauvoisii.
Corallina mediterranea.
Corallina officinalis.
Jania longifurca.
Halymenia dichotoma ♀.
Rhodophyllis bifida ⊕.
Rhodophyllis appendiculata ♀.
Gymnogongrus nicaeensis ♀.
Chylocladia Kaliformis ♀ ⊕.
Griffithsia sphaerica ⊕ ♀.
Griffithsia barbata ⊕.
Monospora pedicellata ○.
Callithamnion granulatum ⊕.
Gymnothamnion elegans ⊕ ♂ ♀.
Ceramium gracillimum ⊕ ♀.
Ceramium echionotum ⊕.
Ceramium robustum ⊕.
Polysiphonia sertularioides ⊕ ♀.
Polysiphonia subulata ⊕.
Polysiphonia elongata ⊕ ♀.
Polysiphonia flocculosa ⊕.
Polysiphonia opaca ⊕.
Polysiphonia fruticulosa ⊕.
Laurencia pinnatifida ⊕.
Ricardia Montagnei ⊕.
Herposiphonia secunda ⊕ ♀.
Lophosiphonia obscura ⊕.
Erythroglossum (?) Lenormandi ⊕.
Hypoglossum Woodwardii ⊕.
Apoglossum ruscifolium ⊕.

Eté (Juin, Juillet, Août)

CHLOROPHYCÉES

Stephanoptera gracilis.
Platymonas tetrathele.
Endoderma majus.
Didymosporangium repens.
Blastophysa rhizopus.
Enteromorpha compressa.
Enteromorpha ramulosa.
Cladophora albida.
**Rhizoclonium Kerneri.*
Siphonocladus pusillus.
Acetabularia mediterranea.
**Halicystis parvula.*
Bryopsis monoica.
Pseudobryopsis myura.
Derbesia Lamourouxii.
Derbesia tenuissima.
Codium difforme.
Codium dichotomum.

PHÉOPHYCÉES

Ectocarpus siliculosus ∞.
**Ectocarpus confervoides* ∞.
Ectocarpus granulosus ∞.
Ectocarpus Lebelii ∞.
Ectocarpus paradoxus ∞.
Ectocarpus Battersii ∞.
Ectocarpus Valiantei ∞.
Streblonema sphaericum ○.
Acinetospora Vidovichii ○.
Myrionema strangulans ○∞.
Ascocyclus orbicularis ∞.
Ascocyclus conchicola ∞.
Compsonema Liagorae ∞.
Mesospora mediterranea ○∞.
Nemoderma tingitanum.
Elachista intermedia ○.

Source MNHN Paris

Myriactula stellulata ∞○.
Myriactula Rivulariae ○.
Corynophlaea Hamelii ○.
Leathesia mucosa ○.
Cylindrocarpus microscopicus ○∞.
Strepsithalia Liagorae ○∞.
Liebmannia Leveillei ○∞.
Stilophora rhizodes ○.
Giraudia sphacelarioides.
Colpomenia sinuosa ∞.
**Myriotrichia adriatica* ○∞.
**Asperococcus bullosus* f. *profunda*○.
**Stictyosiphon adriaticus* ∞.
Stictyosiphon soriferus ○.
Sphacelaria plumula propag.
Sphacelaria tribuloides propag.
Sphacelaria cirrosa propag.
Arthrocladia villosa.
Sporochnus pedunculatus.
Carpomitra costata.

Nereia filiformis.
Phyllaria reniformis.
Cutleria monoica ♀.
Dilophus Fasciola ⊕.
Dilophus ligulatus ⊕.
Dictyota dichotoma ⊕♀♂.
Padina pavonia ⊕.
Taonia atomaria ⊕.
Dictyopteris membranacea ⊕.
Sargassum vulgare.
Sargassum linifolium.
Sargassum Hornschuchii.
Cystoseira barbata.
Cystoseira mediterranea.
**Cystoseira spinosa.*
Cystoseira opuntioides.
Cystoseira crinita.
Cystoseira discors.
Cystoseira abrotanifolia.

RHODOPHYCÉES

Erythrotrichia carnea ○.
Erythrocladia subintegra ○.
Asterocytis ornata ○.
Acrochaetium Duboscqii ○.
**Acrochaetium Daviesii.*
Nemalion helminthoides ♂.
Liagora viscida ♂.
Liagora distenta ♀.
Liagora tetrasporifera ♂♀⊕.
Scinaia furcellata ♀♂.
Scinaia complanata ♀.
Bonnemaisonia asparagoides ♂.
Bonnemaisonia clavata ♂.
Asparagopsis armata ♀.
Gelidiella lubrica ⊕.
Gelidium pulvinatum ⊕.
Gelidium crinale ⊕♀.
Gelidium latifolium ⊕.
Pterocladia capillacea ♀.
Dudresnaya verticillata ♀⊕.

Rhizophyllis Squamariae ♀.
Hildenbrandia prototypus ⊕.
Epilithon membranaceum ⊕.
Lithophyllum (Dermatolithon) pustulatum.
**Lithophyllum Haucki.*
Lithophyllum ? Notarisii.
Amphiroa cryptarthrodia.
Amphiroa Beauvoisii.
Halymenia Floresia ♀.
Halymenia Rodrigueziana ⊕.
Grateloupia filicina ⊕♀.
Calosiphonia vermicularis ♀.
Gracilaria compressa ⊕♀.
Plocamium coccineum ⊕♀.
Sphaerococcus coronopifolius ♀.
Neurocaulon grandifolium ♂.
Rissoella verruculosa ⊕♀.
Hypnea musciformis ⊕♀.
Gymnogongrus Griffithsiae ⊕.

Source MNHN Paris

Gymnogongrus norvegicus ⊕.
Chrysymenia ventricosa ⊕ ♂ ♀.
Botryocladia botryoides ♀.
Champia parvula ♀.
Chylocladia Kaliformis ♀ ⊕.
Chylocladia squarrosa ⊕.
Gastroclonium clavatum ⊕.
Spermothamnion flabellatum ♀ ⊕.
Sphondylothamnion multifidum ⊕.
**Pleonosporium Borreri* ⊕.
Callithamnion tetragonum ⊕ ♂ ♀.
Callithamnion tenuissimum ⊕.
Callithamnion caudatum ⊕.
Callithamnion granulatum ⊕ ♀.
Seirospora Griffithsiana ⊕ ♀ ♂.
Seirospora sphaerospora ⊕ parasp.
Dohrniella neapolitana ⊕ parasp.
**Antithamnion Plumula* ⊕.
Antithamnion plumula var. *Bebbii* ⊕ ♀ ♂.
**Antithamnion tenuissimum* ⊕ ♂.
Antithamnion Spirographidis ⊕.
Wrangelia multifida ♀ ⊕.
Ceramothamnion adriaticum ⊕.
Ceramium Bertholdi ⊕.
Ceramium orthocladum ⊕ ♀.
Crouania bispora ⊕.
Crouania procera ⊕ ♀ ♂.
Polysiphonia tenerrima ⊕ ♂.
Polysiphonia subulata ⊕.
Polysiphonia elongata ⊕ ♀.
Polysiphonia Derbesii ⊕.
Polysiphonia subulifera ⊕.
Laurencia obtusa ⊕.
Rodriguezella Strafforellii ♀.
Ricardia Montagnei ⊕.
**Chondria tenuissima* ♂ ♀.
Chondria Boryana ⊕.
Brongniartella byssoides ⊕.
Herposiphonia secunda ⊕.
Lophosiphonia obscura ⊕.
Rytiphlaea tinctoria ♀.
Dasyopsis spinella ⊕.
Dasya arbuscula ⊕.
Dasya corymbifera ⊕.
Dasya ocellata ⊕.
Erythroglossum (?) Lenormandi ⊕.
Erythroglossum Sandrianum ⊕.
Nitophyllum punctatum ♂.
Hypoglossum Woodwardii ♀.

AUTOMNE (Septembre, Octobre, Novembre)

CHLOROPHYCÉES

Platymonas tetrathele.
Enteromorpha compressa.
Bryopsis Balbisiana.
Bryopsis monoica.
Pseudobryopsis myura.
Derbesia Lamourouxii.
Derbesia tenuissima.
Codium Bursa.
Codium dichotomum.

PHÉOPHYCÉES

Ectocarpus paradoxus ∞.
Myrionema strangulans ∞.
Compsonema Liagorae ∞.
Elachista intermedia ○.
Myriactula Rivulariae ○.
Myriactula stellulata ⊙∞.
Streptsthalia Liagorae ○∞.
Spermatochnus paradoxus ○.
**Stilophora rhizodes* ○.
Sphacelaria plumula propag.

Source MNHN Paris

Sphacelaria cirrosa propag.
Halopteris scoparia ○.
Cladostephus verticillatus ○∞.
Sporochnus pedunculatus.
Padina pavonia ⊕.
Sargassum vulgare.
Cystoseira barbata.
Cystoseira mediterranea.
Cystoseira discors.
Cystoseira abrotanifolia.

RHODOPHYCÉES

Erythrotrichia carnea ○.
Acrochaetium nemalionis ○.
Liagora viscida ♂.
Liagora distenta ♀.
Scinaia complanata ♀.
Gelidium melanoideum ⊕.
Gelidium spathulatum ⊕.
Gelidium pulchellum ⊕.
Gelidium latifolium ⊕♀.
Pterocladia capillacea ⊕.
Acrosymphyton purpuriferum ♂.
Peyssonnelia squamaria ⊕.
Cruoriopsis cruciata ♂.
Hildenbrandia prototypus ⊕.
Lithothamnium Lenormandii ♀.
Lithophyllum (Dermatolithon) pustulatum.
Lithophyllum ? Notarisii.
Amphiroa rigida.
Amphiroa cryptarthrodia.
Corallina granifera.
Halymenia dichotoma ♀.
Halymenia Floresia ♀.
Halymenia latifolia ♀.
Grateloupia dichotoma ⊕.
Grateloupia filicina ⊕.
Sphaerococcus coronopifolius ♀.
Rhodophyllis appendiculata ♀.
Hypnea musciformis ⊕♀.
Chrysymenia ventricosa ♀.
Rhodymenia Ardissonei ⊕.
Spermothamnion flabellatum ♂.
Griffithsia opuntioides ⊕.
Griffithsia Schousboei ♂.
Bornetia secundiflora ⊕♂.
Callithamnion tenuissimum ⊕.
Seirospora humilis parasp.
Seirospora sphaerospora ⊕ parasp.
Dohrniella neapolitana ⊕ parasp.
Ceramium tenuissimum ⊕.
Ceramium circinatum ⊕♀.
Ceramium robustum ♀.
Microcladia glandulosa ⊕.
Spyridia filamentosa ⊕.
Polysiphonia tenerrima ⊕♂♀.
Polysiphonia subulata ⊕.
Polysiphonia subulifera ⊕.
**Janczewskia verrucaeformis* ⊕.
Ricardia Montagnei ♂.
Chondria Boryana ⊕.
Herposiphonia secunda ⊕.
Dasyopsis plana ⊕.
Halodictyon mirabile ⊕.
Erythroglossum Sandrianum ⊕.
Nitophyllum punctatum ♀⊕.
Apoglossum ruscifolium ♀♂.

Hiver (Décembre, Janvier, Février)

CHLOROPHYCÉES

Platymonas tetrathele.
Ulothrix subflaccida.
Phaeophila dendroides.
Enteromorpha compressa.
Chaetomorpha aerea.
Chaetomorpha Adriani.
Cladophora sp. plur.
Bryopsis adriatica.

Source : MNHN, Paris

PHÉOPHYCÉES

Ectocarpus siliculosus ∞.
Ectocarpus confervoides ∞.
Ectocarpus fasciculatus ∞○.
Ectocarpus virescens ∞.
Ectocarpus irregularis ∞○.
Ascocyclus conchicola ∞.
Raifsia verrucosa ○.
Petalonia Fascia ∞.
Scytosiphon Lomentaria ∞.
Asperococcus scaber ∞.
Asperococcus bullosus ○.
Sphacelaria cirrosa propag.
Halopteris filicina ○.
Halopteris scoparia ○.
Cladostephus verticillatus ○∞.
Zanardinia prototypus.
Aglaozonia parvula.
Aglaozonia melanoidea.
Cystoseira barbata.

RHODOPHYCÉES

Bangia fuscopurpurea ♀ ♂.
Porphyra leucosticta ♀ ♂.
Porphyra linearis ♀ ♂.
Porphyra umbilicalis ♀ ♂.
Erythrotrichia carnea ○.
Erythrotrichia investiens ○.
Erythrotrichia ciliaris.
Erythrotrichia subintegra ○.
Acrochaetium microscopicum ○.
Acrochaetium trifilum ○.
Acrochaetium moniliforme ○.
Acrochaetium Duboscqii ○.
Acrochaetium virgatulum ○.
Acrochaetium secundatum ○.
Acrochaetium Daviesii ○.
Acrochaetium Savianum ○.
Rhodochorton velutinum ○.
Bonnemaisonia asparagoides ⚥.
Asparagopsis armata ♀.
Gelidium pectinatum ⊕.
Pterocladia capillacea ⊕.
Peyssonnelia squamaria ♀⊕.
Peysonnelia atropurpurea ♀.
Peyssonnelia polymorpha ♀.
Cruoriella Dubyi ⊕.
Cruoriopsis Rosenvingii ⊕.
Hildenbrandia protoypus ⊕.
Choreonema Thureti.
Amphiroa Beauvoisii.
Corallina mediterranea.
Corallina officinalis.
Jania corniculata.
Halymenia dichotoma ♀.
Cruoria purpurea ♀.
Calosiphonia vermicularis ♀.
Plocamium coccineum ⊕♀.
Sphaerococcus coronopifolius ♀.
Phyllophora nervosa ⊕.
Fauchea repens ⊕.
Botryocladia botryoides ♀.
Lomentaria articulata ⊕.
Lomentaria clavellosa ♀⊕.
Chylocladia squarrosa ⊕.
Lejolisia mediterranea ⊕♀ ♂.
Ptilothamnion micropterum ⊕.
Spermothamnion repens ⊕.
Spermothamnion irregulare ⊕.
Griffithsia sphaerica ⊕♀.
Griffithsia irregularis ⊕.
Griffithsia Schousboei ♀ ♂.
Griffithsia barbata ⊕.
Monospora pedicellata ○.
Pleonosporium Borreri ⊕♀ ♂.
Callithamnion tripinnatum ⊕♀ ♂.
Callithamnion Brodiaei ♀.
Callithamnion byssoides ⊕ ♂.

Source MNHN Paris

Callithamnion corymbosum ⊕.
Callithamnion granulatum ⊕.
Antithamnion Plumula ⊕.
Antithamnion tenuissimum ⊕ ♂.
Platythamnion crispum ⊕ ♀.
Ceramium transversale ⊕.
Ceramium tenuissimum ♂.
Ceramium strictum ♀.
Ceramium barbatum ⊕.
Ceramium tenue ⊕.
Ceramium echionotum ⊕.
Ceramium robustum ⊕ ♀.

Polysiphonia sertularioides ⊕ ♀ ♂.
Polysiphonia subulata ♂ ♀.
Polysiphonia furcellata ⊕ ♀.
Laurencia pinnatifida ♀.
Ricardia Montagnei ♀.
Herposiphonia secunda ♂.
Dasyopsis plana ⊕.
Falkenbergia Hillebrandii ⊕.
Acrosorium uncinatum ⊕.
Nitophyllum punctatum ⊕.
Hypoglossum Woodwardii ⊕ ♂ ♀.
Apoglossum ruscifolium ⊕ ♂ ♀.

Explication des signes employés dans le tableau précédent

○ — Sporanges uniloculaires (Phéophycées) ou monosporanges (Rhodophycées).

∞ — Sporanges pluriloculaires (Phéophycées).

⊕ — Tétrasporanges et polysporanges (Dictyotales et Rhodophycées).

♂ — Anthéridies.

♀ — Oosporanges (Phéophycées). Procarpes et cystocarpes (Rhodophycées).

propag. — Propagules (Sphacélariacées).

parasp. — Paraspores (Rhodophycées).

Les espèces ne possédant qu'un seul type d'organes reproducteurs, ou celles pour lesquelles la nature des organes reproducteurs n'a pu être précisée, ne sont suivies d'aucun signe.

Source MNHN Paris

CHAPITRE XIII

ETUDE DES ASSOCIATIONS

Ainsi qu'on l'a vu dans le chapitre X, on peut distinguer, dans la partie du fond de la mer et du rivage habitée par les végétaux marins, d'une part : deux facies principaux caractérisés par la nature du substratum rocheux ou meuble, et, d'autre part, un certain nombre d'étages superposés, plus ou moins directement en relation avec leur situation par rapport au niveau moyen de la mer et caractérisés chacun par un ensemble de conditions écologiques dépendant plus ou moins directement de la profondeur (émersion, éclairement, température), et qui se retrouvent dans toutes les stations appartenant à un même étage.

Dans ce chapitre, j'étudierai les diverses associations végétales marines que j'ai pu distinguer sur la côte des Albères, en envisageant successivement celles du facies rocheux et du facies meuble. Dans chacun de ces facies, je passerai en revue les associations des étages supralittoral, littoral, infralittoral supérieur et infralittoral inférieur.

Pour chaque association, on examinera sa composition floristique et son aspect physionomique, les conditions écologiques nécessaires à son développement dans une station déterminée, ainsi que les exigences particulières de ses principaux constituants. Enfin, on étudiera les variations de l'aspect et de la composition floristique de l'association selon les saisons, et, chaque fois que cela sera possible, on comparera ces associations telles qu'elles se présentent sur la côte des Albères, avec celles qui ont déjà été décrites dans d'autres régions de la Méditerranée ou dans l'Océan.

Bien que fondées plus particulièrement sur mes observations faites aux environs de Banyuls, la plupart des associations que je décris ici se retrouveront sans doute sur une grande partie des côtes de la Méditerranée. C'est ainsi, par exemple, que beaucoup d'entre elles se rencontrent, avec la même composition floristique et les mêmes caractères écologiques, sur les côtes méditerranéennes de l'Afrique du Nord.

La description de ces associations n'a donc pas seulement une portée locale, mais doit être considérée comme un exemple caractéristique de la végétation marine de la Méditerranée, dont il y aura lieu

Source MNHN Paris

d'étudier ultérieurement les variations dans les différentes régions de cette mer.

Par suite de la nature de la côte, les associations du facies meuble sont relativement mal représentées sur la côte des Albères, et il sera nécessaire de les étudier dans d'autres régions de la Méditerranée, où elles sont mieux développées. Les associations du facies rocheux, par contre, sont beaucoup mieux représentées et tout à fait bien caractérisées.

Le tableau ci-joint (Tableau VIII) groupe les diverses associations végétales marines que j'ai pu distinguer sur la côte des Albères.

TABLEAU VIII

Associations végétales de la côte des Albères

I. — FACIES ROCHEUX

A. — ETAGE SUPRALITTORAL.

Cuvettes isolées de la mer	Cuvettes temporaires à salinité très variable et riches en matières organiques	Salinité très faible	1. A. à *Brachiomonas submarina.*
		Salinité moyenne ou forte	2. A. à *Platymonas tetrathele.*
		Salinité très forte (>100 gr. NaCl par litre)	3. A. à *Stephanoptera gracilis.*
	Cuvettes permanentes ou semi-permanentes, à salinité faible (suintements d'eau douce)		4. A. à *Rivularia nitida.*
Rochers toujours émergés	Rochers verticaux moyennement exposés, sans suintement d'eau douce	Stations éclairées	5. A. à *Verrucaria symbalana.*
		Stations très ombragées (grottes)	6. A. à *Hildenbrandia prototypus.*
	Rochers ombragés avec suintements d'eau douce		7. A. à *Rivularia Biasolettiana.*

B. — ETAGE LITTORAL.

Mode battu ; de haut en bas	1	Rochers plats et lisses	8. A. à *Bangia-Ulothrix.*
		Rochers couverts de Chtamales	9. A. à *Brachytrichia Balani* et *Entophysalis granulosa.*
	2		10. A. à *Porphyra leucosticta.*
	3		11. A. à *Rissoella verruculosa.*
	4		12. A. à *Tenarea tortuosa.*
	5		13. A. à *Nemoderma tingitanum.*
	6		14. A. à *Corallina mediterranea.*
Mode abrité	Rochers plats	Stations ensoleillées, exposées à la dessiccation	15. A. à *Ralfsia verrucosa.*
		Stations peu exposées à la dessiccation, au moins pendant la période de végétation (hiver)	16. A. à *Scytosiphon Lomentaria.*
	Cuvettes	Cuvettes à eau saumâtre ou sursalée, généralement souillée de matières organiques; suintements d'eau douce	17. A. à *Enteromorpha intestinalis.*
		Cuvettes à eau pure, à salinité moins variable	18. A. à *Cladophora Rudolphiana.*

Source MNHN, Paris

C. — ETAGE INFRALITTORAL SUPERIEUR.

Eau pure	Stations bien éclairées	Stations fortement battues	19. A. à *Cystoseira mediterranea.*
		Stations moyennement battues ... Rochers horizontaux fortement éclairés...	20. A. à *Cystoseira elegans.*
		Stations moyennement battues ... Rochers verticaux plus ombragés	21. A. à *Dictyopteris membranacea* et *Phyllaria reniformis.*
		Stations calmes .. Rochers couverts de sédiments	22. A. à *Padina pavonia* et *Cladostephus verticillatus.*
		Stations calmes .. Cuvettes profondes en communication constante avec la mer...	23. A. à *Cystoseira discors* et *C. barbata.*
	Stations très ombragées (grottes et surplombs)	Stations battues par le ressac.....	24. A. à *Cyrnanogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervosa.*
		Stations abritées	25. A. à *Peyssonnelia Squamaria.*
Eau polluée, riche en matières organiques..		Stations fortement éclairées, calmes.....	26. A. à *Ulva lactuca.*
		Stations ombragées, assez battues.....	27. A. à *Petalonia fascia.*

D. — ETAGE INFRALITTORAL INFERIEUR.

Fonds rocheux (roche vive).....	28. A. à *Cystoseira spinosa* et *C. opuntioides.*
Fonds coralligènes	29. A. à *Pseudolithophyllum expansum* et *Lithophyllum* (?) *Haucki.*
Fonds de graviers ou de petits galets.....	30. A. à *Arthrocladia villosa* et *Sporochnus pedunculatus.*

II. — FACIES MEUBLE

A. — ETAGE LITTORAL.

Bancs de vase ou de sable vaseux émergeant à marée basse....	[A. à *Microcoleus chtonoplastes* et *Lyngbya aestuarii.*]

B. — ETAGE INFRALITTORAL.

Fonds de sable vaseux ou de vase.....	31. A. à *Cymodocea nodosa.*
Fonds de sable graveleux	32. A. à *Posidonia oceanica.*

I. — Facies rocheux

A. — *Etage supralittoral*

1. — **Association à *Brachiomonas submarina***

Je n'ai pas observé moi-même cette association aux environs de Banyuls, et je ne la mentionne ici que d'après les renseignements verbaux fournis par M. P. Dangeard, qui a observé à Collioure le *Brachiomonas submarina* dans des cuvettes supralittorales temporaires.

Source MNHN Paris

Cette Volvocale constitue généralement, à elle seule ou associée à quelques *Chlamydomonas*, une association très caractéristique des cuvettes supralittorales temporaires à eau fortement dessalée par les eaux de pluie. D'après les observations de GABRIEL (1924, p. 307), faites à Marseille, le *Brachiomonas submarina* vit dans des eaux contenant 1 gr. 20 à 1 gr. 50 de Cl par litre. Expérimentalement, son optimum de végétation a été constaté dans de l'eau contenant 2 gr. de Cl par litre.

Dans les petites cuvettes supralittorales dessalées, le *Brachiomonas submarina* est généralement assez abondant pour colorer l'eau en vert.

J'ai observé au Croisic (Loire-Inférieure) une association à *Brachiomonas* très comparable sans doute à celle que constitue le *B. submarina* sur les côtes de la Méditerranée. Cette association se rencontrait dans de petites cuvettes situées à un niveau très élevé, et dont l'eau était fortement dessalée; la flore de ces cuvettes était exclusivement formée par un *Brachiomonas* très voisin du *B. submarina*, le *Brachiomonas Westiana* Pascher (FELDMANN, 1931).

Les cuvettes où se développent les *Brachyomonas* sont situées, en général, à des niveaux très élevés dans l'étage supralittoral, et qui, par conséquent, sont exposées à se dessécher rapidement. Aussi, le développement des *Brachiomonas* est-il très rapide, et la durée d'existence de l'association qu'ils forment est-elle très irrégulière. Les *Brachiomonas* peuvent disparaître complètement en quelques jours des localités où ils étaient abondants auparavant. Leur réapparition est également irrégulière, étant liée à l'existence de cuvettes temporaires à faible salinité.

2. — Association à *Platymonas tetrathele*

Cette association est beaucoup plus fréquente et beaucoup plus constante que la précédente aux environs de Banyuls. Elle est caractérisée par la présence de nombreuses volvocales nageantes, dont le *Platymonas tetrathele* est l'espèce la plus caractéristique et celle qui domine nettement, constituant même parfois des peuplements purs, mais souvent associée à des *Chlamydomonas*, des *Carteria*, et à divers protistes toujours moins nombreux que les *Platymonas*.

Cette association, comme la précédente, se rencontre dans les cuvettes supralittorales temporaires, mais seulement dans celles où l'eau présente une salinité relativement voisine de la normale ou supérieure à elle. Le développement de cette association est favorisé par la présence de matières organiques; à ce point de vue, elle mériterait presque d'être qualifiée de rudérale.

Source MNHN Paris

L'abondance de substances azotées entraîne souvent une multiplication intense des *Platymonas*, qui forment alors une mousse verte à la surface de l'eau de la cuvette.

Très eurytherme et très euryhalin, le *Platymonas tetrathele* se rencontre à toutes les époques de l'année dans les mêmes cuvettes. En hiver, la température de ces cuvettes est inférieure à celle de la mer libre. C'est ainsi que, le 4 février 1932, l'eau d'une grande cuvette supralittorale à *Platymonas*, située à l'île Grosse, avait une température de + 6° C seulement, alors que la température de la mer libre était de + 11° C au même moment. En été, au contraire, la température de l'eau des cuvettes à *Platymonas* peut dépasser + 30° C.

La salinité de l'eau des cuvettes à *Platymonas* est également très variable en hiver; après les pluies, elle est un peu inférieure à la normale; elle s'élève au contraire assez fortement pendant l'été. C'est ainsi que l'eau d'une cuvette à *Platymonas* de l'île Grosse ne contenait que 32 gr. de chlorures par litre en janvier 1932, alors que, l'été précédent (août 1931), cette même cuvette, qui renfermait toujours de nombreux *Platymonas*, possédait, après une longue période de forte chaleur sans pluie, une eau dont la salinité atteignait 77 gr. de chlorures par litre, c'est-à-dire près du double de la salinité normale.

En juillet 1933, à Collioure, j'ai observé une cuvette supralittorale à *Platymonas*, qui, outre cette espèce, renfermait diverses Volvocales et des Bactéries roses, et dont l'eau contenait 100 gr. de chlorures par litre. Ces fortes salinités sont d'ailleurs exceptionnelles, et, en général, la teneur en chlorures de l'eau des cuvettes où se développe l'association à *Platymonas tetrathele* est comprise entre 30 et 50 grammes par litre.

Bien que rarement signalée, cette association doit être très largement répandue dans la Méditerranée et sur les côtes européennes de l'Atlantique nord. Je l'ai observée dans les mêmes conditions que sur la côte des Albères, en Algérie, à Cherchell (FELDMANN, 1931, p. 195), ainsi que dans la Manche, à Saint-Malo.

3. — Association à *Stephanoptera gracilis*

Dans les cuvettes supralittorales temporaires, dont l'eau est fortement concentrée par évaporation, on peut rencontrer une association à Volvocales caractérisée par le *Stephanoptera gracilis* (*Asteromonas gracilis* Artari), Polyblépharidée à cellules pourvues de six côtes, et qui ne se rencontrent que dans les eaux sursalées.

Je n'ai observé qu'une seule fois cette association à *Stephanoptera gracilis*, aux environs de Banyuls : en août 1931, à l'île Grosse, dans

Source MNHN Paris

une petite cuvette supralittorale contenant moins d'un litre d'eau et située à 0 m. 50 environ au-dessus du niveau. Le *Stephanoptera* y était extrêmement abondant et colorait l'eau en vert. Il n'était associé qu'à des bactéries et à de rares individus d'un *Spirulina* à spires lâches. L'eau de cette cuvette contenait 150 grammes de chlorures par litre.

Depuis, malgré mes recherches, je n'ai pu retrouver cette association, dont l'existence est liée à des conditions écologiques assez rarement et temporairement réalisées, l'évaporation entraînant rapidement une dessiccation complète de ces petites cuvettes.

Cette association à *Stephanoptera gracilis* est caractéristique des eaux sursalées contenant entre 100 et 200 grammes de chlorures par litre. C'est dans ces conditions que je l'ai observée dans les marais salants du Croisic (FELDMANN, 1931) et dans des cuvettes d'eau, au bord du lac de Tunis; dans cette localité, la température de l'eau où vivait le *Stephanoptera* atteignait + 36° C (FELDMANN, 1931).

Cette association doit être très largement répandue partout où les conditions écologiques qu'elle exige se trouvent réalisées, aussi bien dans les cuvettes supralittorales que dans les eaux sursalées continentales. Le *Stephanoptera gracilis* est en effet connu depuis la Russie jusqu'en Californie.

Ces trois associations à Volvocales des cuvettes supralittorales (Ass. à *Brachiomonas*, Ass. à *Platymonas*, Ass. à *Stephanoptera*) peuvent vraisemblablement se succéder dans une même cuvette, selon les variations de salinité subies par l'eau de celle-ci. Après une tempête, les vagues ayant rempli un creux de rocher et ayant constitué ainsi une cuvette supralittorale, le *Platymonas tetrathele* s'installe d'abord si l'existence de matières organiques favorise son développement. Si après, par suite de pluies abondantes, la salinité de l'eau de la cuvette s'abaisse très fortement, le *Platymonas* disparaît pour faire place à l'association à *Brachiomonas*. Au contraire, si l'absence de pluie et la chaleur favorisent l'évaporation de l'eau de la cuvette, l'association à *Platymonas* sera remplacée par celle à *Stephanoptera*, lorsque la salinité dépassera 100 grammes de chlorures par litre.

Il est même possible, bien que je ne l'ai pas observé, qu'une nouvelle association apparaisse lorsque la salinité continuant à augmenter, par suite de l'évaporation, la saturation de l'eau en sels se produit. Dans ce cas, il est probable que l'association à *Stephanoptera* disparaît pour faire place à l'association à *Dunaliella salina* Teodoresco, caractéristique des eaux saturées de chlorure de sodium. Une évolution dans le sens inverse est sans doute également possible : l'association à *Stephanoptera* disparaissant d'une cuvette dont l'eau se

Source MNHN Paris

dessale, par suite de pluies abondantes, et étant remplacée par l'association à *Platymonas* ou à *Brachiomonas*.

4. — Association à *Rivularia nitida*

Dans les cuvettes supralittorales atteintes par la mer seulement lors des fortes tempêtes, mais que des suintements d'eau douce entretiennent en permanence remplies d'eau saumâtre souvent à peine salée, une Cyanophycée, *Rivularia nitida*, couvre les rochers de ses minuscules thalles sphériques. Associé à elle se rencontre également, en moindre quantité, un *Nostoc* de petite taille, *Nostoc entophytum*, fixé sur les rochers ou sur les feuilles mortes de Posidonies accumulées dans ces cuvettes par le vent.

Je n'ai observé cette association à *Rivularia nitida* que dans quelques cuvettes de l'anse du Troc, situées à 3 ou 4 mètres au-dessus du niveau moyen. L'espèce caractéristique de cette association, *Rivularia nitida*, vit généralement dans les eaux saumâtres ou même presque douces, mais sans s'éloigner, toutefois, beaucoup du bord de la mer. Néanmoins, cette association à *R. nitida* appartient à peine à la flore marine.

5. — Association à *Verrucaria symbalana*

Alors que, sur les côtes du nord de l'Europe, les Lichens occupent une place importante dans la végétation de l'étage supralittoral et de l'étage littoral supérieur, ils sont beaucoup plus rares et beaucoup moins abondants sur les côtes méditerranéennes de France, sans doute à cause de la plus faible humidité atmosphérique.

Outre le *Xanthoria parietina* L., qui forme rarement une ceinture aussi nette sur les côtes méditerranéennes que dans la Manche, mais que j'ai observé couvrant un large pan de rocher exposé au nord du cap Doune, vers 5-6 mètres au-dessus du niveau, et qui n'appartient pas à l'étage supralittoral, mais à l'étage adlittoral, le seul lichen occupant une place importante dans la végétation marine de la côte des Albères est un *Verrucaria* : le *V. symbalana* Nyl. Ce lichen est très voisin, tant au point de vue morphologique qu'au point de vue écologique, du *Verrucaria maura* Wahlenb. des régions boréales, et dont il constitue vraisemblablement une forme méridionale.

Le *V. symbalana* a été découvert par NYLANDER, à Collioure (1873, p. 204) ; il forme sur les rochers des croûtes noires, minces et continues, épousant toutes les irrégularités de la surface de la roche ; ces croûtes sont parsemées de périthèces de petite taille. Le *V. symbalana* se distingue du *V. maura* par ses croûtes continues, dépourvues

Source MNHN Paris

d'aréoles, et ses périthèces à ostiole irrégulière. Le *V. maura* sensu stricto ne semble d'ailleurs pas exister dans la Méditerranée; en tous cas, ZSCHACKE (1925, p. 46), dans sa révision des *Verrucaria* européens, ne le cite pas dans cette mer où existent, outre le *V. symbalana*, d'autres *Verrucaria* marins (*V. ligurica* Zschacke et *V. adriatica* [Zahlbr.] Steiner).

NYLANDER, en décrivant le *V. symbalana*, dit : « *Imam partem scopulorum ab ispsa aqua marina lavatam vel submersam illiniens.* » Et WEDDEL (185, p. 7301), qui a retrouvé dans l'Atlantique, à l'île d'Yeu, le *Verrucaria* de Collioure et le considère comme une variété du *V. maura* (*V. maura* var. *symbalana* [Nyl.] Weddell), dit à ce sujet : « La continuité du thalle dans les variétés *memnonia* et *symbalana*, en particulier, dépend, si je ne me trompe, de ce que l'une et l'autre sont moins souvent exondées que les formes à thalle aréolé. C'est pour cette raison que l'on voit la première de ces formes associée fréquemment au *Lichina pygmaea*, sur les plages de l'île d'Yeu, tandis que le type se trouve au contraire, le plus souvent, dans la zone du *L. confinis*. Les conditions dans lesquelles végète le *V. maura symbalana* sont faciles à rencontrer sur les bords de la Méditerranée, par suite du défaut de marée. Sur ceux de l'océan, au contraire, où les plages se trouvent tous les jours à sec, cette forme ne peut se présenter qu'accidentellement. »

Ces remarques ne correspondent pas avec ce que j'ai observé sur la côte des Albères. En effet, si le *Verrucaria symbalana* peut se trouver à très peu de hauteur au-dessus du niveau moyen de la mer, dans des stations où le ressac le mouille fréquemment (et je l'ai observé dans de telles conditions à moins de 10 centimètres au-dessus du niveau, à Collioure et à Port-Vendres), il peut aussi se développer beaucoup plus haut. Au cap du Troc, sur des parois rocheuses plus ou moins verticales et exposées au nord, le *Verrucaria* remonte jusqu'à 3 mètres au-dessus du niveau, ce qui est assez exceptionnel, mais, par contre, il est fréquent de l'observer formant une ceinture très nette, à un niveau situé entre 50 centimètres et 1 m. 50 au-dessus du niveau de la mer, dans des stations assez abritées pour que l'atteinte par les vagues soit exceptionnelle au niveau où il vit.

J'avais pensé que le *Verrucaria* vivant à ce niveau élevé, et toujours émergé, pouvait être différent de celui qui vit beaucoup plus bas, dans les stations que le ressac mouille continuellement et où les *Verrucaria* se trouvent parfois associés à l'*Hildenbrandia prototypus*. Les conditions écologiques où vivent ces derniers paraissant seules concorder avec celles que les auteurs indiquent pour le *Verrucaria symbalana*. Néanmoins, M. BOULY DE LESDAIN, qui a bien voulu étudier une

Source MNHN Paris

dizaine d'échantillons de *Verrucaria* de la région de Banyuls et de Collioure, que je lui avais communiqués et qui avaient été récoltés dans des stations et à des niveaux aussi variés que possible, les a tous rapportés au *Verrucaria symbalana* Nyl.

L'association à *Verrucaria symbalana*, comme celle à *Verrucaria maura* de l'Atlantique nord, est surtout bien représentée sur les pans de rochers verticaux un peu abrités; elle fait défaut dans les stations fortement battues, ainsi que dans celles qui sont trop abritées; elle est surtout bien développée sur les rochers verticaux exposés au nord, où l'éclairement n'est pas trop intense. Dans les stations plus ombragées, elle peut se trouver en concurrence avec l'association à *Hildenbrandia prototypus*. Ses limites, inférieure et supérieure extrême, sont à 10 centimètres et 3 mètres au-dessus du niveau moyen, mais elles sont plus généralement comprises entre 30 à 40 centimètres et 1 m. 50.

Le *Verrucaria symbalana* constitue la seule espèce de cette association dans la région de Banyuls, où les *Lichina* sont inconnus. Il se rencontre toute l'année sous le même aspect, et presque toujours pourvu de périthèces.

Cette association à *Verrucaria symbalana* doit être largement répandue sur les côtes de la Méditerranée. C'est sans doute à elle qu'il faudra attribuer la ceinture de *Verrucaria maura*, que j'ai signalée (1931, p. 189) en Algérie, à Cherchell, et qui s'observe fréquemment aux environs d'Alger.

Elle est à comparer avec la ceinture de *Verrucaria maura*, signalée depuis longtemps sur les côtes du nord de l'Europe et étudiée en particulier dans ces dernières années par DAVY DE VIRVILLE (1932) et des ABBAYES (1935), en France, et en Scanie par SJÖSTEDT (1928).

6. — Association à *Hildenbrandia prototypus*

Cette association est assez fréquente aux environs de Banyuls, elle est caractérisée par l'*Hildenbrandia prototypus*, qui forme des croûtes minces et luisantes, souvent très étendues, et de teinte rouge brunâtre sur les rochers ombragés au-dessus du niveau. A cette algue sont parfois associées des Cyanophycées (*Aphanocapsa marina*), et une algue calcaire : *Lithothamnium Lenormandi*, souvent abondante et formant des croûtes minces et roses, dans les stations très ombragées de l'étage supralittoral. Cette association peut également se retrouver dans des stations immergées à peu de profondeur, et dans des cuvettes, mais elle est surtout bien développée dans les grottes très obscures où toute autre végétation fait défaut.

On se rendra compte de la faible lumière nécessaire au dévelop-

Source MNHN Paris

pement de cette association par l'examen de la photo 3 (Pl. II) représentant la grotte de Cerbère. Au point où a été prise cette photographie, les parois et le plafond de la grotte étaient recouverts d'un revêtement continu d'*Hildenbrandia prototypus* et de *Lithothamnium Lenormandi*. Alors que, dans les stations mieux éclairées, l'association à *Hildenbrandia* ne s'élève que très peu au-dessus du niveau, d'une dizaine de centimètres tout au plus, dans les grottes très sombres et où le degré hygrométrique de l'air est élevé, l'association remonte beaucoup plus haut et l'*Hildenbrandia* et le *Lithothamnium Lenormandi* peuvent se rencontrer jusqu'à 1 m. 50 au-dessus du niveau, comme c'est le cas dans la grotte de Cerbère. D'ailleurs, le *Lithothamnium Lenormandi* peut, d'après SOLMS-LAUBACH (1881, p. 15), remonter encore plus haut; il a en effet été observé par FALKENBERG, dans une grotte marine près de Gajola (golfe de Naples), jusqu'à 3 mètres au-dessus du niveau.

Dans ces stations très obscures, le *L. Lenormandi* est stérile. Par contre, l'*Hildenbrandia prototypus* fructifie bien dans ces conditions, et pendant toute l'année.

Cette association se rencontre généralement dans les stations assez battues ou un peu abritées, mais fait défaut sur les rochers couverts de sédiments, ainsi que dans les grottes où existent des suintements d'eau douce trop importants.

L'association à *Hildenbrandia prototypus* est très répandue dans la Méditerranée. C'est à elle qu'il faut rapporter le *Catenelletum* décrit par LORENZ (1863, p. 193), dans le golfe de Quarnero, et caractérisé par la présence, associée à l'*Hildenbrandia*, du *Catenella opuntia* Grev., espèce qui fait défaut à Banyuls.

Sous le nom de groupe d'associations : *Hildenbrandia-Grateloupia Cosentinii*, FUNK (1927, p. 257) a signalé, à Naples, l'association à *Hildenbrandia*, mais en y joignant, à tort, des espèces strictement infralittorales appartenant à l'association à *Gymnogongrus nicaeensis*.

L'association à *Hildenbrandia prototypus* est également très répandue sur les côtes du nord de l'Europe. C'est à elle que correspond, en partie tout au moins, l'« *Hildenbrandia*-Formation » décrite par BØRGESEN (1905, p. 711), aux Fœroé, ainsi que l'« *Hildenbrandia-Verrucaria*-Association », signalée à Clare Island (Irlande) par COTTON (1912, p. 19), qui groupe l'association à *Verrucaria maura* et l'association à *Hildenbrandia prototypus*, associations présentant toutes deux les mêmes exigences écologiques, sauf en ce qui concerne la lumière. L'association à *Verrucaria maura* se rencontrant sur les rochers bien éclairés ou seulement légèrement ombragés, tandis que l'associa-

Source : MNHN, Paris

tion à *Hildenbrandia prototypus* est très nettement sciaphile et n'atteint un beau développement que dans des stations très ombragées, où, le plus souvent, le *Verrucaria maura* ne pourrait vivre. Il arrive bien parfois que *Verrucaria* et *Hildenbrandia* coexistent dans une même station et entrent alors en concurrence, mais le fait est plutôt exceptionnel, tout au moins à Banyuls, et il me paraît préférable de considérer ces deux espèces comme caractérisant deux associations distinctes.

7. — Association à *Rivularia Biasolettiana*

Cette association, souvent constituée exclusivement par le *Rivularia Biasolettiana*, est caractéristique des suintements d'eau douce des falaises au niveau atteint par les vagues, ou les embruns seulement, lors des tempêtes.

Dans ces stations, le *Rivularia Biasolettiana* forme des masses confluentes, mamelonnées, très dures, d'une teinte vert sombre. Par son écologie, le *R. Biasolettiana* se rapproche du *R. nitida*, qui vit également dans les eaux saumâtres, mais alors que ce dernier vit immergé dans des cuvettes, le *R. Biasolettiana* se rencontre dans des stations mouillées seulement par le ruissellement.

Je n'ai observé l'association à *Rivularia Biasolettiana*, aux environs de Banyuls, que dans l'anse du Troc, dans une fente verticale ombragée, à 2 ou 3 mètres au-dessus du niveau. Le *Rivularia Biasolettiana* y était associé à de nombreuses diatomées, à quelques coussinets de mousses et à de petits individus rabougris d'*Adiantum capillus-Veneris*.

A Banyuls, je n'ai observé cette association qu'en hiver (janvier 1931), le suintement qui permettait son développement n'étant pas permanent, mais dans les cas où le suintement est continu, cette association peut se rencontrer en toute saison.

Bien qu'à ma connaissance cette association à *Rivularia Biasolettiana* n'ait pas été envisagée jusqu'ici comme une association distincte, elle me paraît mériter d'être distinguée. Elle est sans doute largement répandue, je l'ai observée, en particulier, dans les mêmes conditions qu'à Banyuls, à l'île de la Galite, au nord de la Tunisie, où le *Rivularia* est associé au *Schizothrix coriacea* Gomont, et sur la côte basque, à la falaise Sainte-Anne, à Hendaye. Dans cette localité, le *Rivularia Biasolettiana* formait des coussinets étendus dans un suintement d'eau douce situé à 2 mètres environ au-dessus du niveau des hautes mers. Ses thalles étaient envahis par le *Schizothrix vaginata* Gomont, dont les trichomes étaient étroitement associés à ceux du *Rivularia*, formant des colonies mixtes d'un beau vert émeraude.

Source MNHN Paris

B. — *Etage littoral*

8. — Association à *Bangia-Ulothrix*

L'association à *Bangia-Ulothrix* est caractérisée, aux environs de Banyuls, par les espèces suivantes :

**Bangia fusco-purpurea* (1).
**Ulothrix flacca,*
* — *subflaccida,*
* — *pseudoflacca,*
Lyngbya confervoides,
Calothrix crustacea,

auxquelles se mêlent parfois des Entéromorphes et le *Dermocarpa spherica*, épiphyte sur le *Lyngbya confervoides*.

Cette association est constituée par des algues de petite taille appartenant à des groupes variés, mais présentant le même aspect filamenteux et formant des gazons ras et denses, d'aspect muqueux, grâce à l'eau qu'ils retiennent entre leurs filaments. Ces gazons sont parfois très étendus, ils se rencontrent dans les stations battues, ou tout au moins dans celles où existe un ressac assez constant, depuis le niveau de l'eau jusqu'à 0 m. 50 ou 0 m. 75 au-dessus. Exceptionnellement, on peut les rencontrer jusqu'à 1 m. ou 1 m. 50 au-dessus du niveau, sur des parois de rochers verticales et un peu ombragées, dans des stations très battues. Ce sont surtout les *Bangia* et les *Ulothrix* qui remontent à cette hauteur, les *Lyngbya* et les *Calothrix* étant généralement limités à un niveau moins élevé. Cette association est caractéristique des rochers lisses, où les *Bangia* et les *Ulothrix* réussissent à se fixer et à se maintenir grâce à leur structure filamenteuse et leur mode particulier de fixation identique, morphologiquement, chez ces algues si éloignées l'une de l'autre, dans la classification.

Dans la Méditerranée, l'association à *Bangia-Ulothrix* est surtout développée en hiver et au printemps. A l'automne (octobre-novembre), les rochers plats et lisses situés au-dessus du niveau se recouvrent, après les premières tempêtes automnales, d'un gazon court, d'un vert noirâtre, constitué en particulier par le *Lyngbya confervoides* et le *Calothrix crustacea*, au milieu desquels commencent à se développer de jeunes *Bangia* qui, bientôt, supplantent complètement les Cyanophycées, qui disparaissent au cours de l'hiver. C'est à ce moment qu'apparaissent les *Ulothrix*, qui disparaîtront dès le début d'avril, alors que les *Bangia* persistent généralement jusqu'en mai et même

(1) Dans cette liste, comme dans les suivantes, les espèces caractéristiques de l'association étudiée sont précédées d'un astérisque.

Source MNHN Paris

parfois jusqu'en juillet, après avoir perdu leur couleur pourpre violette, presque noire, pour prendre une teinte jaunâtre.

De juillet à septembre, l'association n'est plus représentée. Les espèces qui la constituent étant toutes des hypnophycées passant l'été sous une forme de repos : acinètes (*Ulothrix*) ou protonema (*Bangia*).

Les espèces qui constituent l'association à *Bangia-Ulothrix* sont également capables de résister victorieusement à la dessiccation, soit grâce à leur membrane muqueuse (*Bangia*), leur permettant de supporter des émersions prolongées et de subir sans périr une dessiccation assez avancée, soit (*Ulothrix*) en produisant des acinètes lorsque la dessiccation les menace. De toutes les espèces de l'association, le *Bangia fusco-purpurea* est le plus résistant. Néanmoins, sa disparition au début de l'été doit être attribuée à la dessiccation due à la sécheresse et à la température élevée de l'air, à une époque où la mer étant généralement calme, les vagues ne viennent plus le baigner à intervalles assez rapprochés.

Le développement de l'association à *Bangia-Ulothrix* est très variable selon les années. Certaines années, elle est très fréquente et occupe de larges espaces, alors que, pendant d'autres années, elle est très rare et fait complètement défaut dans des localités où elle était bien développée l'année précédente. Il est difficile de donner une explication précise de ces irrégularités, qui ont d'ailleurs déjà été observées et signalées à plusieurs reprises dans l'Atlantique nord.

Cette association à *Bangia-Ulothrix* est connue depuis longtemps. Elle correspond aux « *Bangieta* » signalés par LORENZ (1863, p. 197) dans l'Adriatique. Je l'ai observée bien développée sur les côtes algériennes. A Naples, FUNK (1927, p. 256) a malheureusement confondu, sous le nom de Groupe d'Associations : *Bangia-Enteromorpha-Corallina*, trois associations bien distinctes n'ayant entre elles aucun rapport, tant par leur composition floristique différente que par leurs exigences écologiques particulières.

Dans l'Atlantique nord, des Associations à *Bangia*, très voisines de celles qui se rencontrent à Banyuls, ont été décrites par divers auteurs. L'association à *Bangia* et Cyanophycées, signalée par O.-C. SCHMIDT (1931), aux Açores, rappelle le stade automnal de l'association à *Bangia-Ulothrix* de Banyuls, elle correspond, sans doute, à un type méridional de *Bangietum*. Dans les régions plus septentrionales, au contraire, on observe une association à *Bangia-Urospora* (BØRGESEN, 1905, p. 719), ou association à *Bangia-Urospora-Ulothrix* (COTTON, 1912, p. 30), qui diffère du *Bangietum* méditerranéen par la présence de Chlorophycées du genre *Urospora*, *Urospora mirabilis* Aresch. en particulier, algues boréales des régions froides, qui font défaut dans la Méditerranée.

Source MNHN Paris

Cette association à *Bangia-Urospora* est connue depuis la côte cantabrique (MIRANDA, 1931, p. 83) jusqu'au Groenland. Dans les régions boréales, les associations à *Bangia* se rencontrent pendant toute l'année, alors qu'elles sont uniquement hivernales et vernales dans les régions plus chaudes et dans la Méditerranée.

9 — Association à *Brachytrichia Balani* et *Entophysalis granulosa*

Alors que l'association à *Bangia-Ulothrix* est généralement localisée sur les rochers lisses, l'association à *Brachytrichia Balani* et *Entophysalis granulosa* est caractéristique des rochers anfractueux généralement couverts de Balanes (*Chtamalus stellatus* Ranz.), qui contribuent, avec les aspérités de la roche, à maintenir une certaine humidité sur ces rochers généralement émergés.

Cette association présente, comme espèces caractéristiques, des Cyanophycées :

**Brachytrichia Balani,*
**Entophysalis granulosa,*
**Gloeocapsa crepidinum,*
**Calothrix crustacea,*
**Rivularia atra,*

et, plus rarement, **Placoma vesiculosa*, qui recherche les stations un peu plus calmes.

Toutes ces Cyanophycées sont généralement fixées soit sur les rochers, soit sur le test même des Balanes, mais ne constituent pas, le plus souvent, une végétation très apparente, la plupart de ces algues étant localisées dans les anfractuosités où l'humidité persiste plus longtemps. Le test lui-même des Chtamales est envahi d'algues perforantes (tranophytes) :

Mastigocoleus testarum,
Hyella caespitosa,
Gomontia polyrhiza.

La première de ces trois espèces est la plus abondante, et sa présence dans le test des Balanes vivantes est à peu près constante. Elle y est parfois associée à un pyrénomycète dont les périthèces constituent de minuscules points noirs à la surface du test des Chtamales. Cette association algo-fungique constitue un lichen voisin de l'espèce *Arthopyrenia litoralis* (Leight.) Arn. (*A. consequens* [Nyl.] Arn.), espèce commune sur les Chtamales des côtes de l'Atlantique nord. Le lichen de Banyuls, que j'avais cru pouvoir lui rapporter, en diffère,

Source MNHN Paris

en réalité, par quelques caractères (taille des périthèces et des spores, etc., etc...).

C'est également à l'association *Brachytrichia-Entophysalis* qu'appartient la curieuse Phéophycée *Mesospora mediterranea* dont les thalles, en croûtes confluentes, recouvrent les rochers entre les Balanes.

L'association à *Brachytrichia-Entophysalis* est caractéristique des rochers anfractueux fortement battus, habituellement atteints par les vagues, mais jamais immergés d'une façon constante.

Bien qu'il s'agisse d'un animal et non d'une plante, on pourrait très justement qualifier cette association d'association à *Chtamalus stellatus*, car ce cirripède constitue le biote le plus caractéristique et le plus constant de l'association, dont il conditionne, pour une grande part, l'existence.

Parmi les algues, le *Brachytrichia Balani* et l'*Entophysalis granulosa* sont les espèces les plus caractéristiques et les plus constantes. Le *Rivularia atra* est également très constant, mais moins caractéristique, se rencontrant également dans l'association à *Tenarea tortuosa* sur la face supérieure du trottoir, ainsi que sur les rochers vaseux, en somme, dans toutes les stations de l'étage littoral, aussi bien battues qu'abritées.

Les limites supérieure et inférieure de l'association à *Brachytrichia-Entophysalis* sont très variables selon les localités, l'inclinaison des rochers, le degré d'exposition, etc... Sa limite inférieure est marquée par l'association à *Porphyra leucosticta*, qui lui succède vers le bas. Sa limite supérieure, qui est à peu près celle de la limite extrême des Chtamales, peut atteindre exceptionnellement 1 m. 50 et même plus au-dessus du niveau. Elle coïncide souvent avec la limite inférieure de l'association à *Verrucaria symbalana*, qui, malgré son nom, n'est généralement pas associé aux Balanes.

L'association à *Brachytrichia-Entophysalis* se rencontre toute l'année, mais elle est plus évidente et les espèces qui la constituent sont mieux développées pendant l'hiver et le printemps.

Cette association des rochers couverts de Chtamales est sans doute très répandue dans la Méditerranée. Je l'ai en effet observée également en Algérie, à Cherchell (1931, p. 186), où elle comprenait :

**Brachytrichia Balani,*
**Entophysalis granulosa,*
Oscillatoria nigroviridis,
Rivularia atra,

Source MNHN Paris

ainsi que les tranophytes habituels du test des Chtamales :

Hyella caespitosa,
Mastigocoleus testarum,
Gomontia polyrhiza.

Enfin, j'ai observé, aux environs de Malaga (Espagne), à La Caleta, en septembre 1928, une association de Cyanophycées très semblable, sur les rochers battus de l'horizon supérieur de l'étage littoral, qui comprenait intimement mêlées les espèces suivantes :

**Brachytrichia Balani,*
**Entophysalis granulosa,*
Calothrix crustacea,
Rivularia atra,
Rivularia bullata.

La présence du *Rivularia bullata* Berk., qui existe également en Algérie, mais qui semble faire défaut dans le reste de la Méditerranée, s'explique par le voisinage relatif de l'Atlantique, où cette espèce est très répandue. J'ignore si, à Malaga, ces espèces étaient associées à des Chtamales, car mes notes ne le mentionnent pas.

Il est vraisemblable que l'association à *Brachytrichia-Entophysalis* se rencontrera également sur les côtes atlantiques d'Europe, sur les rochers couverts de Chtamales, car la plupart des espèces caractéristiques de l'association possèdent une large aire de répartition.

L'association à *Brachytrichia* et *Entophysalis* des rochers siliceux à Chtamales, telle que je l'ai observée à Banyuls, est à comparer aux associations de Cyanophycées lithophytes étudiées par ERCEGOVIC (1932) sur les côtes calcaires de Dalmatie, parmi lesquelles il a cru pouvoir distinguer de nombreuses associations. Ces associations diffèrent de celle étudiée ici par l'abondance des formes endolithes, dont le développement est rendu possible par la nature calcaire des rochers. Les tranophytes vivant à Banyuls dans le test des Balanes pourraient être regardés comme formant une association spéciale, comparable au *Mastigolectum testarum* d'ERCEGOVIC, mais il me semble préférable de les considérer plutôt comme formant une strate endolithe de l'association à *Brachytrichia-Entophysalis.*

10. — Association à *Porphyra leucosticta*

Cette association est caractérisée par trois espèces du genre *Porphyra* :

**Porphyra leucosticta,*
* — *umbilicalis,*
* — *linearis.*

Source MNHN Paris

De ces trois espèces, la première est la plus constante et généralement la seule dominante. Néanmoins, le *Porphyra umbilicalis* peut, dans certains cas, dominer en hiver (janvier-février), mais il disparaît en mars-avril, ainsi que le *P. linearis*, tandis que le *P. leucosticta* persiste jusqu'en juin et parfois même, dans certaines stations particulièrement favorables, jusqu'en juillet.

L'association à *Porphyra leucosticta* forme, sur les rochers battus situés au-dessus du niveau, une association très dense et d'aspect très homogène. Généralement émergés, les *Porphyra* se présentent sous l'aspect de fines membranes minces et luisantes, étroitement appliquées sur les rochers et se recouvrant les unes les autres. Ainsi que l'a observé BERTHOLD, à Naples (1882), les *Porphyra* peuvent supporter plusieurs jours et même plusieurs semaines d'émersion consécutifs, sans être atteints par les vagues. Dans ces conditions, les frondes des *Porphyra* deviennent friables et cassantes, mais grâce à leur épaisse membrane externe (uniquement pectique), qui protège le contenu cellulaire contre la dessiccation, elles restent néanmoins vivantes et reprennent rapidement leur aspect normal dès que la mer vient à les submerger de nouveau. Les *Porphyra* sont également euryhalins et résistent parfaitement aux grandes variations de pression osmotique dues en particulier à la pluie, à laquelle ils sont fréquemment exposés et qui ne paraît pas leur être nuisible.

Les *Porphyra*, malgré leur aspect fragile et délicat, sont donc capables de supporter victorieusement la dessiccation et la pluie, si nuisibles à beaucoup d'algues marines. Le *Porphyra leucosticta* peut également vivre dans des eaux polluées par des matières organiques, et il y atteint souvent une grande taille.

De teinte violette livide (*P. leucosticta*) ou rose pâle (*P. linearis*) en hiver, les *Porphyra* ne tardent pas, par suite de l'exposition à une vive lumière pendant les périodes d'émersion, à prendre une teinte jaunâtre à la fin de la végétation, et, au moment de disparaître, ils sont souvent complètement blanchis.

Les trois *Porphyra* cités ci-dessus constituent généralement à eux seuls l'association, mais, parfois, d'autres espèces se mêlent à eux : *Bangia fusco-purpurea*, et aussi, dans les stations modérément exposées, *Enteromorpha compressa*. Les frondes de *Porphyra* portent également divers épiphytes ou endophytes de petite taille, appartenant aux genres : *Endoderma*, *Cladophora*, *Ectocarpus* et *Acrochaetium*, ainsi que de nombreuses diatomées.

L'association à *Porphyra leucosticta* s'observe sur les rochers battus de l'étage littoral, où elle constitue une ceinture au-dessous de l'association à *Brachytrichia Balani* et *Entophysalis granulosa*. Elle se rencontre tout le long de la côte des Albères.

Source : MNHN, Paris

Bien que particulièrement développée sur les rochers battus, elle existe aussi dans des stations calmes. C'est ainsi que je l'ai observée le long des quais du port de Port-Vendres. Selon le degré d'agitation de l'eau, la hauteur de la ceinture des *Porphyra* et le niveau qu'elle occupe par rapport au niveau moyen sont très variables. Sur les rochers fortement exposés au choc des vagues, elle atteint généralement 0 m. 50 au-dessus du niveau, et peut même, dans certaines stations particulièrement battues, dépasser 1 mètre. (Aux Fœroé, d'après BØRGESEN [1905], la « *Porphyra*-Association » se rencontre sur les côtes exposées jusqu'à 40 à 50 pieds [12-15 mètres environ] au-dessus du niveau des hautes mers.) Dans les stations calmes, la hauteur occupée par l'association devient beaucoup plus faible, et son niveau se rapproche du niveau moyen. C'est ainsi que, dans le port de Port-Vendres, les *Porphyra* ne forment plus qu'un mince liseré de quelques centimètres de hauteur, et situé au niveau de l'eau.

La limite inférieure de l'association à *Porphyra leucosticta* est généralement marquée sur les rochers battus par l'association à *Rissoella verruculosa*, tout au moins en hiver, car, plus tard, on observe souvent une seconde ceinture de *Porphyra* située au-dessous de celle constituée par les *Rissoella*. La ceinture des *Rissoella*, très dense, ne permettant pas l'établissement des *Porphyra* sur la surface qu'elle occupe, divise ainsi en deux la ceinture des *Porphyra*.

A la fin du printemps, la ceinture supérieure des *Porphyra* a complètement disparu; on n'observe plus alors que la ceinture inférieure, située au-dessous des *Rissoella* et qui subsiste plus longtemps, étant fréquemment submergée; elle peut se rencontrer jusqu'en juin-juillet. Cette ceinture inférieure est composée uniquement de *Porphyra leucosticta*.

Il s'agit donc d'une association hivernale, qui débute en automne (de jeunes plantules de *Porphyra* hautes de moins d'un millimètre sont abondantes en octobre-novembre) et disparaît dans le courant de juin. Elle est particulièrement bien développée en janvier et février.

L'association à *Porphyra leucosticta* paraît être répandue dans la plus grande partie de la Méditerranée. Je l'ai précédemment signalée à Cherchell (1931, p. 186), en Algérie, où l'on rencontre seulement le *Porphyra leucosticta*, les deux autres espèces existant à Banyuls paraissant assez rares dans la Méditerranée. Bien que FUNK et OLLIVIER ne la signalent pas comme association distincte, elle semble exister dans les régions (golfe de Naples et côte d'Azur) qu'ils ont étudiées.

Dans l'Atlantique nord, on a signalé à plusieurs reprises des

Source : MNHN, Paris

associations comparables à l'association à *Porphyra leucosticta* de la Méditerranée. C'est le cas, par exemple, de la « *Porphyra*-Formation » de KJELLMANN et KYLIN (1907), sur les côtes suédoises, de la « *Porphyra*-Association » de BØRGESEN (1905), aux îles Fœroé, de JOHNSON (1912) en Islande, et de Miss GRUBB (1924) au Sud de l'Angleterre, ainsi que de la « *P. umbilicalis*-Association » de COTTON, à Clare Island, en Irlande (1912), et du « *Porphyretum* », décrit par F. MIRANDA, à Gijon, sur la côte cantabrique (1929).

L'association atlantique diffère de l'association méditerranéenne par la prédominance des *Porphyra umbilicalis* et *linearis*, tandis que le *P. leucosticta*, contrairement à ce qui a lieu dans la Méditerranée, est beaucoup plus rare dans l'Atlantique. Il est intéressant de noter que ces trois espèces qui, dans la Méditerranée, vivent mêlées au même niveau, se rencontrent à des niveaux différents dans l'Atlantique. Le *Porphyra umbilicalis* vit au niveau du *Fucus platycarpus* Thur. et au-dessus, tandis que le *P. leucosticta* ne se rencontre que beaucoup plus bas, près de la ligne de basse mer, au niveau du *Rhodymenia palmata*, sur lequel il est souvent épiphyte.

De même, le *Porphyra linearis*, qui vit à Banyuls mêlé aux deux autres espèces, forme, dans les régions septentrionales, une ceinture distincte. Il est d'ailleurs difficile de comparer les niveaux où croît une même algue, dans une mer sans marée notable comme la Méditerranée et dans l'Atlantique. COTTON (1912) et HAMEL (1928) ont déjà signalé que, dans l'Atlantique, l'association à *Porphyra umbilicalis* se rencontre à des niveaux différents, selon les régions étudiées.

Alors que, dans la Méditerranée, l'association à *Porphyra leucosticta* est toujours hivernale et vernale, l'association à *Porphyra umbilicalis* de l'Atlantique nord est tantôt hivernale, tantôt se rencontrant toute l'année. C'est ainsi qu'elle fait complètement défaut, en été, sur la côte cantabrique (MIRANDA, 1929), et que j'ai constaté son absence sur la côte basque à cette époque. Il en est de même sur les côtes sud de l'Angleterre, à Swanage, où, d'après Miss GRUBB (1924), les *Porphyra* disparaissent complètement en mai-juin pour ne réapparaître qu'en octobre-novembre.

Par contre, j'ai observé une association à *Porphyra umbilicalis* bien développée, et formée d'individus nombreux et en bon état, à Praia de Maçàs, vers le Cabo da Roca, aux environs de Lisbonne, le 31 août 1928. De même, le *Porphyra umbilicalis* est abondant en août-septembre sur les côtes bretonnes. Aux Fœroé et en Islande, il persiste également toute l'année. Comme on le voit, la latitude n'est pas seule en cause dans les variations de phénologie que présente le *Porphyra umbilicalis* selon les régions, puisque des localités où le

Source MNHN Paris

Porphyra se rencontre toute l'année s'intercalent entre celles où il est uniquement hivernal. L'influence des facteurs locaux, qui seraient à déterminer et à étudier, expliquera sans doute ces anomalies.

La ceinture du Rivularia mesenterica. — Après la disparition des *Porphyra* à la fin du printemps, l'emplacement qu'ils occupaient sur les rochers battus reste presque entièrement dépourvu de végétation pendant l'été, mais souvent l'on y rencontre une Cyanophycée qui, par son abondance dans certaines localités, constitue une véritable ceinture. Cette Cyanophycée, *Rivularia mesenterica*, se présente sous forme de thalles creux, bulliformes et mamelonnés, de couleur verdâtre et de consistance gélatineuse ferme, isolés ou réunis en petits groupes. Par leur aspect, ces thalles rappellent beaucoup ceux du *Rivularia bullata* Berk. de l'Océan, mais s'en distinguent par leur consistance plus ferme, leur teinte moins érugineuse.

Le *Rivularia mesenterica* apparaît à Banyuls en juillet; son maximum d'abondance est en août-septembre; il disparaît à peu près complètement en octobre. Il passe vraisemblablement sa longue période de repos comme son congénère de l'Atlantique, le *Rivularia bullata*, à l'état d'hormogonies.

La ceinture de *Rivularia mesenterica* se rencontre sur les rochers moyennement exposés, au-dessus de la ceinture du *Rissoella*. Dans sa partie supérieure, elle se mêle parfois à l'association à *Brachytrichia-Entophysalis*. Elle fait défaut aussi bien sur les rochers fortement battus que dans les stations trop calmes, ainsi que sur les parois de rochers verticales.

La ceinture de *Rivularia mesenterica* se rencontre sans doute dans beaucoup de régions de la Méditerranée, bien que seul Lorenz (1863) la mentionne dans l'Adriatique, sous le nom de facies à *Heteractis mesenterica*.

Je l'ai observée, très bien caractérisée, au cap d'Antibes, en octobre 1925. Elle paraît plus rare en Algérie, où je ne l'ai pas encore observée jusqu'ici.

Cette ceinture de *Rivularia mesenterica* se rencontre également dans les régions de l'Atlantique voisines de la Méditerranée; c'est ainsi que je l'ai observée en septembre 1928, à Cadix (Espagne), où le *Rivularia mesenterica* formait, à basse mer, sur les rochers battus de la Caleta, une ceinture très nette, qui rappelait tout à fait la ceinture de *Rivularia bullata* signalée, en particulier par Davy de Virville (1930), sur les côtes bretonnes, mais était située à un niveau plus bas que celle-ci (1).

(1) A ma connaissance, le *Rivularia mesenterica* n'avait pas encore été signalé en dehors de la Méditerranée.

Source MNHN Paris

La ceinture de *Rivularia mesenterica* peut être considérée comme un aspect estival de l'association à *Porphyra leucosticta*, bien que les exigences écologiques du *Rivularia* soient plus grandes que celles des *Porphyra*, et que, pour cette raison, il fasse défaut dans des stations où prospèrent ces derniers.

11. — Association à *Rissoella verruculosa*

Au-dessous de la ceinture supérieure des *Porphyra*, l'on observe une autre association très constante et très caractéristique des rochers littoraux battus. L'espèce qui caractérise cette association, dont la présence est absolument constante et qui constitue souvent à elle seule une ceinture, est une Rodophycée, le *Rissoella verruculosa*. Le *Nemalion helminthoides* est également caractéristique de cette association, mais les limites de niveau entre lesquels il peut croître sont moins précises que pour le *Rissoella*. Tantôt il vit au niveau du *Rissoella*, lorsque les individus de ce dernier ne sont pas trop denses; tantôt il constitue une ceinture distincte au-dessus ou au-dessous de celle du *Rissoella* (Pl. VIII, photo 16).

A ces deux espèces, qui sont les seules caractéristiques de grande taille de l'association, il faut ajouter un certain nombre d'épiphytes. Ceux-ci sont rares pour le *Rissoella*, sur lequel on ne rencontre que quelques *Enteromorpha*, *Ectocarpus* et *Acrochaetium*. Le *Nemalion helminthoides* est plus riche en épiphytes variées, qui abondent en fin de végétation. Parmi ces épiphytes :

**Calothrix parasitica*,
**Acrochaetium Nemalionis*,
**Polysiphonia tenerrima*,

se rencontrent exclusivement sur le *Nemalion* et sont, par conséquent, caractéristiques de l'association.

D'autres épiphytes sont plus banaux et se rencontrent dans d'autres associations de l'étage littoral et supralittoral supérieur. Citons, parmi les plus fréquents :

Calothrix crustacea,	*Goniotrichium Alsidii*,
Isactis plana,	*Ceramium strictum*,
Ectocarpus irregularis,	— *barbatum*.

Au niveau occupé par l'association à *Rissoella verruculosa*, on rencontre souvent, en hiver et dans les stations favorables où l'inclinai-

Source MNHN Paris

son des rochers est faible, un certain nombre d'espèces appartenant plutôt à l'association à *Tenarea tortuosa*, et en particulier :

Polysiphonia sertularioides,
Callithamnion granulatum,
Ceramium robustum.

L'association à *Rissoella verruculosa* est absolument caractéristique des rochers battus. A l'encontre de l'association à *Porphyra leucostica*, qui peut subsister dans les stations calmes, elle y fait totalement défaut.

Succédant à l'association à *Porphyra leucosticta*, elle est limitée, à sa partie inférieure, par l'association à *Tenarea tortuosa* ou à *Corallina mediterranea*. Elle n'est que très exceptionnellement submergée, étant située au-dessus du niveau moyen, mais, vivant dans les stations très battues, elle est généralement mouillée par les vagues; néanmoins, par temps très calme, elle peut rester plusieurs jours et même une semaine sans recevoir une goutte d'eau. Les *Rissoella* présentent alors un aspect recroquevillé tout à fait caractéristique, ils deviennent secs et cassants et prennent une teinte noire. Ces émersions prolongées ne paraissent pas d'ailleurs leur être nuisibles.

La hauteur occupée par l'association à *Rissoella verruculosa*, ainsi que l'abondance et le développement des individus, sont très variables selon les stations. Généralement très développée sur les rochers fortement battus, elle diminue progressivement de hauteur à mesure que l'on s'éloigne d'un point très battu (l'extrémité d'un cap) pour se diriger vers des stations plus abritées (l'intérieur d'une baie).

En général, la limite supérieure de l'association à *Rissoella* paraît être celle que les vagues atteignent habituellement lorsque la mer est agitée.

C'est ainsi qu'en mai 1929, à l'extrémité de la jetée de l'île Grosse, à Banyuls, la limite supérieure des *Rissoella* dessinait sur les parois verticales de la jetée une courbe très régulière, dont le sommet était situé à l'extrémité de la jetée et s'abaissait régulièrement des deux côtés; par mer agitée, il était facile de constater que la région occupée par le *Rissoella* était celle que les vagues mouillaient continuellement.

L'inclinaison des rochers influence également le développement de l'association à *Rissoella*. Sur les rochers horizontaux ou peu inclinés, l'association peu développée en hauteur est composée d'individus bien développés, de grande taille et couvrant une large surface de rochers d'un revêtement dense et continu (Pl. VIII, photo 15). Sur les rochers verticaux, la hauteur occupée par l'association est beaucoup plus grande, sa limite supérieure peut être, dans certains cas, à 1 m. 50 et même plus au-dessus du niveau moyen.

Source MNHN Paris

Contrairement à ce que l'on pensait jusqu'ici, le *Rissoella verruculosa* est une espèce vivace, dont les frondes dressées sont annuelles.

C'est une Hémicryptophycée à disque vivace, qui porte en automne de nombreuses petites pousses dressées, cylindriques, qui se développent, pendant l'hiver, en frondes foliacées destinées à disparaître au cours de l'été suivant.

De couleur brun pourpre sombre en hiver, la teinte du *Rissoella verruculosa* s'éclaircit au printemps, pour prendre, au début de l'été, une teinte jaune orangée. Il forme alors tout autour des rochers battus, au-dessus du niveau, une « ceinture dorée » très caractéristique. Les frondes dressées du *Rissoella*, adultes et fertiles en mai-juin, se détruisent progressivement par leur partie distale pendant le cours de l'été, et, fin septembre, elles ont à peu près complètement disparu. La ceinture de *Rissoella* n'est plus indiquée alors que par les larges disques vivaces étroitement adhérents aux rochers et hérissés de nombreuses petites pousses dressées, minuscules.

L'association à *Rissoella verruculosa* est exclusivement méditerranéenne et elle constitue l'une des associations les plus caractéristiques de cette mer. Elle est bien développée sur toutes les côtes méditerranéennes de la France. Elle a été particulièrement étudiée sur la côte d'Azur par OLLIVIER (1929, p. 84), qui, d'ailleurs, considère cette association d'une manière plus large que je ne le fais ici. Je l'ai également signalée en Algérie, à Cherchell (1931, p. 187), où elle présente le même aspect et la même composition floristique qu'à Banyuls. L'association à *Rissoella verruculosa* fait sans doute défaut dans le nord de l'Adriatique, où cette espèce n'a pas été signalée, à ma connaissance.

Par contre, le *Nemalion helminthoides* y existe, mais j'ignore s'il constitue, dans cette région, une ceinture distincte et bien caractérisée. Cette espèce, en effet, est beaucoup moins exclusive que le *Rissoella* et peut se rencontrer jusqu'au niveau du *Tenarea tortuosa*. C'est ce qu'avait d'ailleurs observé LORENZ (1863), qui range cette espèce parmi les caractéristiques de son « *Hieroglyphyco-Lithophylletum* », qui correspond à l'association à *Tenarea tortuosa*.

La comparaison de l'association à *Rissoella verruculosa* et à *Nemalion helminthoides* de la Méditerranée avec les associations à *Nemalion*, décrite dans l'Atlantique nord par KJELLMAN, COTTON, etc., etc... est assez difficile à établir, les conditions étant trop différentes, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer, dans une mer sans marées notables et un océan à fortes marées.

Source MNHN Paris

12. — Association à *Tenarea tortuosa*

Avec l'association à *Rissoella verruculosa*, l'association à *Tenarea tortuosa* est une des plus caractéristiques des rochers battus de la côte catalane. Les algues calcaires qui la caractérisent y constituent des massifs souvent très développés formant un encorbellement le long de la côte et désignés sous le nom de « Trottoir ».

L'espèce la plus abondante et la plus caractéristique de cette association, le *Tenarea tortuosa*, se présente sous l'aspect de masses hémisphériques souvent confluentes, formées de lamelles dressées verticalement, constituant des crêtes anastomosées et plissées, d'aspect méandriforme (f. *crassa*) ; ces crêtes sont parfois interrompues et prennent alors l'aspect de pointes ou d'épines : c'est alors la forme *cristata*.

L'association à *Tenarea tortuosa* se rencontre sur les rochers fortement battus, au-dessus du niveau, entre la ceinture de *Rissoella* au-dessus, et la ceinture de *Nemoderma* au-dessous. Elle se présente sous différents aspects selon l'inclinaison des rochers. Lorsque les rochers sont verticaux et plongent directement dans la mer (Pl. III, photo 5; Pl. IV, photo 7), le *Tenarea tortuosa* forme une ceinture d'individus confluents constituant véritablement un trottoir; lorsqu'au contraire les rochers, au lieu d'être verticaux, sont plus ou moins inclinés en pente douce (Pl. III, photo 6; Pl. VI, photo 11), les *Tenarea* se rencontrent en individus isolés.

Nous allons décrire successivement ces deux aspects de l'association.

Sur les rochers verticaux fortement battus, à l'extrémité des caps en particulier (cap Béar, cap l'Abeille, etc...), où l'on observe un trottoir bien caractérisé, le *Tenarea tortuosa* forme une bordure en surplomb, à surface supérieure à peu près plane, pouvant mesurer jusqu'à 55 centimètres de large. La partie inférieure se raccorde obliquement au rocher en formant une voûte. La hauteur totale de ce trottoir peut atteindre 1 mètre. Les individus de *Tenarea*, qui constituent ce trottoir, appartiennent le plus souvent à la forme *crassa* à lamelles courtes et épaisses, parfois presque nulles et réduites à de simples bourrelets à la surface supérieure du trottoir, et constituant alors la forme *decumbens*. Les individus de *Tenarea* sont agglomérés entre eux en une masse résistante, creusée de cavités irrégulières (Pl. IV, photo 8). Seul le revêtement extérieur du trottoir est constitué d'algues calcaires vivantes; toute la partie intérieure est formée d'algues mortes, dont le squelette calcaire subsiste et dont les interstices sont colmatés par divers débris : fragments d'algues calcaires, coquilles, grains de sable fortement cimentés entre eux, de telle sorte

Source MNHN Paris

que l'ensemble arrive à constituer une véritable roche compacte d'une grande dureté.

Dans les interstices du trottoir vit une faune très remarquable, bien connue des zoologistes, qui l'ont étudiée à plusieurs reprises. A côté d'espèces nettement marines (mollusques, crustacés, annélides, sipunculides), cette faune renferme également des animaux appartenant à des groupes d'origine terrestre : insectes, myriapodes et même une araignée (*Desidiopsis Racovitzai* Fage).

D'après PRUVOT, la présence du trottoir à *Tenarea* à l'extrémité des caps et le long des côtes battues jouerait un rôle de protection très efficace vis-à-vis de la falaise, en s'opposant à son abrasion par les vagues.

Au *Tenarea tortuosa* s'associent souvent d'autres Lithothamniées. A la surface supérieure du trottoir, on rencontre souvent :

Lithophyllum incrustans,
Lithophyllum dentatum,
Lithophyllum (?) *Notarisii.*

Dans les parties surplombantes et ombragées, *Lithophyllum incrustans* et *Pseudolithophyllum expansum* sont fréquents. Les cavités obscures du trottoir sont généralement tapissées par le thalle violet du *Lithophyllum (Dermatolithon) hapalidioides* var. *confinis*, souvent associé au *Gymnothamnion elegans (Plumaria Schousboei)* formant un velours pourpre foncé.

La surface supérieure du trottoir, toujours émergée mais à surface souvent un peu concave et où l'eau stagne en couche mince, se couvre, en hiver et au printemps, de nombreuses algues, qui prospèrent dans cette station tant que la mer agitée vient les mouiller fréquemment. Elles disparaissent, pour la plupart, en été, la surface supérieure du trottoir étant à cette époque desséchée et exposée à un soleil ardent, qui décolore même le *Tenarea*, qui, de gris violet qu'il était en hiver, devient d'un blanc éclatant.

Les algues qui se rencontrent ainsi en hiver à la surface supérieure du trottoir sont les suivantes :

Symploca hydnoides,
**Bryopsis muscosa,*
**Chaetomorpha capillaris* var. [*crispa,*
Cladophora hamosa,
Nemalion helminthoides,
Corallina mediterranea,
Polysiphonia sertularioides,
Polysiphonia subulata,
Callithamnion granulatum,
Ceramium robustum,
Ceramium circinatum,
Ceramium echionotum.

Source MNHN Paris

Cette dernière espèce est localisée dans les stations ombragées. Enfin, un certain nombre d'espèces, mieux adaptées pour résister à la dessiccation par leur forme en croûte ou grâce au mucilage qui entoure leurs filaments, subsistent toute l'année. Ce sont :

Isactis plana,
Rivularia atra,
Rivularia polyotis,
Ralfsia verrucosa.

Dans cette station, le *Rivularia atra*, au lieu de se présenter en petites colonies sphériques isolées (var. *hemisphaerica*), comme c'est le cas dans l'association à *Brachytrichia-Entophysalis*, s'y étale en larges plaques formées par la confluence de nombreuses colonies sphériques, c'est la var. *confluens*.

Dans certains cas, les Moules *(Mytilus galloprovincialis)* sont très abondantes et servent elles-mêmes de support à de jeunes individus de *Tenarea* (Pl. IX, photos 17 et 18).

Parmi les espèces hivernales citées plus haut, beaucoup se retrouvent dans d'autres stations rocheuses battues, au-dessus du niveau, et ne sont pas strictement liées à l'association à *Tenarea tortuosa*. Deux espèces seulement sont absolument caractéristiques de cette association et se trouvent presque exclusivement sur le *Tenarea*, ce sont : *Bryopsis muscosa* et *Chaetomorpha capillaris* f. *crispa*.

Le *Bryopsis muscosa* apparaît en automne pour disparaître à la fin du printemps; il forme de grosses touffes spongieuses, d'un vert sombre, atteignant la grosseur du poing et absolument gorgées d'eau (Pl. VI, photo 11). Il porte de nombreux épiphytes microscopiques appartenant au groupe des Bangiales et au genre *Acrochaetium*. Citons, en particulier :

Erythrotrichia investiens,
Erythrotrichia obscura,
Erythrocladia subintegra,
Goniotrichium Cornu-Cervi,
**Acrochaetium Duboscqii.*

Ces épiphytes se retrouvent également sur le *Chaetomorpha capillaris* var. *crispa*, sur lequel on observe également :

Acrochaetium microscopicum,
— *trifilum,*
— *moniliforme,*
— *secundatum.*

Source : MNHN, Paris

Le *Chaetomorpha capillaris* var. *crispa* est également très caractéristique de l'association à *Tenarea*, il forme de petites touffes de filaments, simples, crépus, fortement fixés sur le *Tenarea;* il se rencontre toute l'année.

Il y a lieu de noter, enfin, que, comme toutes les substances calcaires (roches, coquilles de mollusques, tests de cirripèdes, squelettes de polypiers et de bryozoaires), le *Tenarea tortuosa* est envahi d'algues perforantes. Celles-ci produisent des taches souvent très étendues d'un beau bleu vert tranchant vivement sur la teinte blanchâtre de l'algue calcaire. J'ai observé, dans le *Tenarea tortuosa*, les espèces suivantes, qui sont d'ailleurs celles que l'on rencontre le plus communément :

Hyella caespitosa,
Mastigocoleus testarum,
Gomontia polyrhiza.

Sur les rochers horizontaux ou peu inclinés, le *Tenarea tortuosa* ne constitue pas de trottoirs, les individus de l'algue sont isolés, formant des masses hémisphériques d'abord pleines, puis creuses par suite de la destruction, au fur et à mesure de l'accroissement périphérique, des parties mortes situées au centre. On obtient ainsi des dômes hémisphériques creux et fragiles, atteignant jusqu'à 15 centimètres de diamètre et qui, finalement, se trouvent défoncés à leur partie supérieure, moins résistante; il ne subsiste plus alors qu'une couronne, plus ou moins interrompue, de fragments susceptibles de régénérer chacun une nouvelle masse hémisphérique. Ainsi, sur les rochers peu inclinés, le trottoir fait défaut par suite de l'isolement des individus de *Tenarea*, isolement dû à la destruction rapide des parties mortes qui ne se colmatent pas par des débris et ne sont pas unies entre elles et protégées par des parties vivantes.

Entre les individus du *Tenarea*, se retrouvent les autres espèces citées plus haut; celles-ci sont plus abondantes dans ce type d'association, où le *Tenarea* joue un moins grand rôle que dans le cas d'un trottoir bien caractérisé.

Les deux principales causes qui favorisent l'établissement d'un trottoir sur les rochers verticaux sont donc les suivantes : d'abord la plus forte agitation de l'eau le long des rochers verticaux, contre lesquels les vagues viennent se briser, alors que leur violence est sensiblement atténuée lorsqu'il s'agit de rochers peu inclinés, qui opposent une moindre résistance aux vagues, et, enfin, la plus faible quantité de lumière reçue sur les rochers verticaux. En effet, bien que vivant souvent dans des stations fortement ensoleillées, ce qui le distingue de la plupart des autres Lithothamniées, le *Tenarea tortuosa* paraît pré-

Source MNHN Paris

férer les stations un peu ombragées. C'est ainsi que, sur les rochers peu inclinés où il ne constitue pas de trottoir, le *Tenarea* acquiert un grand développement dès qu'il existe une crevasse ombragée. Dans ces conditions, il peut se former localement un véritable trottoir le long des deux bords de la crevasse; ces deux trottoirs arrivent même souvent à se réunir, ainsi que l'avait déjà observé OLLIVIER, à Villefranche, pour former un véritable dôme sous lequel la mer s'engouffre et fuse à travers les mille cavités de la masse d'algues calcaires.

L'association à *Tenarea tortuosa* paraît être largement représentée dans toute la Méditerranée. Elle a été décrite de l'Adriatique (golfe de Quarnero) par LORENZ (1863, p. 197), sous le nom de *Hieroglyphico-Lithophylletum (Lithophyllum hieroglyphicum* Zanardini = *Tenarea tortuosa).*

De nombreux auteurs ont signalé en divers points de la Méditerranée l'existence d'un trottoir à *Tenarea*, en particulier OLLIVIER (1929), sur la Côte d'Azur, et SEURAT (1935), en Algérie. A Naples, où l'association à *Tenarea tortuosa* paraît assez peu développée, elle se rencontre seulement à l'extérieur du golfe, FUNK (1927, p. 272) la signale sous le nom d'association à *Lithothamnion tortuosum.*

L'association à *Tenarea tortuosa* a été également signalée dans l'Atlantique. A Tanger, elle a été étudiée par KUCKUCK, qui a publié une bonne figure (1904, fig. 15) de l'aspect de l'association sur les rochers horizontaux.

Le *Tenarea* se retrouve, au nord du détroit de Gibraltar, sur les côtes d'Espagne, du Portugal et du golfe de Gascogne, sa limite septentrionale est l'île d'Yeu (LLOYD). Il est abondant sur la côte basque, où il forme, près du niveau de la haute mer, sur les rochers battus, une ceinture bien caractérisée, mais moins nettement limitée que dans la Méditerranée et sans former jamais un véritable trottoir.

Le terme de trottoir, adopté par les bionomistes français (PRUVOT, etc.) pour désigner la masse surplombante que constitue le *Tenarea*, est emprunté à DE QUATREFAGES, qui l'a le premier employé (1854, p. 208) pour désigner un type de formation analogue, observé par lui sur les côtes de Sicile. Néanmoins, le trottoir de DE QUATREFAGES paraît, d'après la description qu'il en donne, assez différent du trottoir à *Tenarea*; il n'est pas, en effet, constitué par des algues calcaires, mais par des Vermets. Il semble donc se rapprocher des récifs à Vermets ou à Serpules, décrits par divers auteurs. Ces récifs à Vermets paraissent situés à un niveau plus bas que le trottoir à *Tenarea*, qui ne descend jamais au-dessous du niveau moyen, le

Source MNHN Paris

Tenarea ne pouvant vivre dans les stations toujours immergées (1). Ce qui explique la forme en console qu'il prend lorsqu'il est bien développé, et ce qui limite sa croissance en largeur et l'empêche de constituer de véritables récifs.

13. — Association à *Nemoderma tingitanum*

Au-dessous de la ceinture du *Tenarea*, les rochers sont couverts d'une Phéophycée en croûte de couleur brun jaunâtre : *Nemoderma tingitanum*. Ces croûtes, plus ou moins confluentes, constituent souvent une bande presque continue, à surface lisse et veloutée, constituée par de courts filaments fortement serrés les uns contre les autres.

Le *Nemoderma tingitanum* vit sur les rochers lisses moyennement exposés aux vagues. Il fait défaut dans les stations calmes et aussi sur les rochers trop fortement battus. Sur les parois verticales, il constitue une ceinture d'environ 10 centimètres de hauteur; sur les rochers horizontaux, il couvre de très larges surfaces situées entre la ceinture du *Tenarea tortuosa* et celle du *Cystoseira mediterranea*, mais il est surtout abondant dans les stations un peu abritées, où le *Tenarea* fait défaut. Il remplace alors ce dernier et constitue une ceinture entre celle du *Rissoella* et celle du *Cystoseira mediterranea* (Pl. VII, photos 13-14).

Le *Nemoderma* est souvent émergé, mais ne se dessèche jamais comme le *Rissoella* et les *Porphyra*. « Il est essentiellement eurytherme et euryhalin. Quand, par une journée chaude et une mer basse, l'eau vient lécher sa surface, il l'absorbe comme une éponge et celle-ci, en s'évaporant, se concentre entre ses filaments.» (SAUVAGEAU, 1912, p. 41.)

Le *Nemoderma tingitanum* constitue, à lui seul, une ceinture, car ses thalles étendus, qui recouvrent entièrement la roche, s'opposent à l'établissement d'autres algues au niveau qu'il occupe. Il ne porte que rarement des épiphytes, à part quelques touffes d'*Ectocarpus* et des Diatomées.

La ceinture de *Nemoderma* s'observe à toutes les époques de l'année, toujours semblable à elle-même.

Le *Nemoderma* est souvent brouté par des Patelles, qui vivent au niveau qu'il occupe. Comme cela a été observé dans le cas des Patelles vivant parmi des Lithothamniées incrustantes, leur lieu habituel de repos n'est pas recouvert par le *Nemoderma*, qui dessine exactement le contour de leur coquille. Les coquilles de ces Patelles portent

(1) Sauf toutefois dans les cuvettes littorales, mais il n'y atteint jamais un grand développement (Pl. XIV, photos 27 et 28).

Source MNHN Paris

fréquemment des Cyanophycées, dont la plus commune est l'*Isactis plana*.

L'association à *Nemoderma tingitanum* est assez répandue dans la Méditerranée occidentale; outre la côte catalane, où le *Nemoderma* a été découvert pour la première fois dans la Méditerranée par SAUVAGEAU (1907), elle a été signalée également à Porquerolles (OLLIVIER, 1929), et aux environs d'Alger (SAUVAGEAU, 1912), ainsi que sur la côte nord de Tunisie (île de la Galite), par moi-même (1931). Elle paraît faire défaut en Italie, où l'espèce n'a jamais été signalée.

Dans l'Atlantique, le *Nemoderma* se retrouve à Tanger et aux Canaries. A Tanger, d'après KUCKUCK (1912), il forme une ceinture sur les rochers mêlé au *Tenarea tortuosa*. Aux Canaries, d'après SAUVAGEAU (1912), il croît sur les rochers fortement battus, où il forme des plaques d'un décimètre de diamètre.

14. — Association à *Corallina mediterranea*

Cette association est caractérisée par le *Corallina mediterranea*, floridée calcaire, à frondes articulées, formant de petites touffes compactes souvent associées en gazons étendus. Mêlées à cette espèce, on rencontre, soit fixées sur les rochers entre les touffes de Corallines, soit épiphytes sur celles-ci, les algues suivantes :

Symploca hydnoides,

—

Ulva lactuca,
Cladophora repens,
**Chaetomorpha capillaris* var. *crispa*,
**Valonia utricularis*,
Bryopsis adriatica,
**Bryopsis Balbisiana*,

—

Ectocarpus irregularis,
**Acinetospora Vidovichii*,
Sphacelaria cirrosa,
Halopteris scoparia,
Dictyota dichotoma var. *implexa*,
**Dilophus Fasciola var. repens*,
Padina Pavonia,
Cystoseira abrotanifolia,
Asparagopsis armata,
Gelidium crinale,
Gelidium spathulatum,
**Gelidium pusillum* var. *pulvinatum*,
Gelidium melanoideum,
Cigartina acicularis,
Jania rubens,
Jania corniculata,
**Lithophyllum pustulatum* var. *Corallinae*,
Lithophyllum incrustans,
Ricardia Montagnei,
Laurencia obtusa,
Laurencia pinnatifida,
Herposiphonia secunda,
Herposiphonia tenella.
**Lophosiphonia obscura*,
**Polysiphonia furcellata*,
Polysiphonia opaca,

Source MNHN Paris

Polysiphonia fruticulosa,
Polysiphonia flocculosa,
Dasya arbuscula,
Falkenbergia Hillebrandii,
**Halodictyon mirabile,*
Antithamnion cruciatum,
Crouania attenuata,
Spermothamnion repens,
Callithamnion granulatum,
Callithamnion sp.,
Griffithsia sphaerica,
Ceramium robustum,
Ceramium echionotum,
Ceramium transversale,
Ceramium barbatum, etc., etc...

L'aspect de cette association est particulièrement homogène, elle forme un gazon dense et ras sur les rochers battus, constitué surtout par les Corallines et les *Gelidium* gazonnants; les autres espèces sont le plus souvent épiphytes sur les Corallines.

L'association à *Corallina mediterranea* s'observe au voisinage du niveau moyen, dans les stations moyennement battues; elle se trouve ainsi au point de contact de l'étage littoral et de l'étage sublittoral, et beaucoup d'espèces qui se rencontrent dans cette association appartiennent à l'étage sublittoral et supportent mal l'émersion.

La limite supérieure de l'association est très nette, elle est située à la limite inférieure de la ceinture de *Nemoderma* ou de la ceinture de *Ralfsia verrucosa*. Sa limite inférieure est moins précise, et il y a souvent intrication de l'association à *Corallina mediterranea* avec les associations sublittorales, qui lui succèdent au-dessous du niveau (association à *Cystoseira mediterranea*, association à *Gymnogongrus nicaeensis*, etc.).

L'association à *Corallina mediterranea* est surtout bien développée sur les rochers verticaux ou assez fortement inclinés, elle est plus rabougrie sur les rochers plats, presque horizontaux.

Représentée toute l'année par ses espèces vivaces et sociales (*Corallina, Jania, Gelidium*), cette association montre des aspects saisonniers assez variés, dus aux différents épiphytes qui se succèdent sur les Corallines au cours de l'année.

En hiver, ce sont les petites Céramiacées (*Ceramium, Antithamnion, Callithamnion, Spermothamnion*) qui dominent, ainsi que les *Polysiphonia*. A la fin de l'hiver et au début du printemps, le *Falkenbergia Hillebrandii*, peu développé à la fin de l'automne, prend un développement exubérant et recouvre souvent complètement les Corallines de ses petites touffes roses. Dans certaines stations, *Laurencia pinnatifida* domine au début du printemps et constitue alors, au niveau de l'eau, une véritable ceinture.

Toutes ces espèces fragiles disparaissent souvent en quelques jours, à la fin du printemps, lorsqu'une suite de journées ensoleillées et un temps calme coïncident avec une mer basse. La disparition de ces

Source MNHN Paris

épiphytes découvre alors les Corallines, qui, de roses qu'elles étaient, deviennent bientôt, sous l'action du grand soleil, d'un blanc jaunâtre.

L'association à *Corallina* forme alors, près du niveau de l'eau, une ceinture blanche rappelant un peu celle constituée par le *Tenarea tortuosa*.

Un peu plus tard, à la fin de juillet ou au commencement d'août, selon les années, un nouvel épiphyte apparaît sur les Corallines et devient rapidement très abondant dans beaucoup de localités. C'est le *Bryopsis Balbisiana*, qui forme sur les Corallines un gazon extrêmement dense, qui les masque complètement et constitue alors, au niveau de l'eau, une ceinture continue, nettement délimitée, d'un beau vert.

Le *Bryopsis Balbisiana* disparaît fin octobre, il est alors remplacé par les Floridées hivernales.

Cette association à *Corallina mediterranea*, fréquente à Banyuls, doit se rencontrer également dans d'autres régions de la Méditerranée, bien qu'elle n'y ait pas toujours été spécialement signalée.

Dans le golfe de Quarnero, LORENZ (1863, p. 211) décrit, sous le nom de « *Corallinetum* », une association comparable, au moins en partie, à l'association à *Corallina mediterranea* décrite ici. A Naples, cette association est sans doute comprise dans le groupe d'associations *Bangia-Enteromorpha-Corallina*, signalé par FUNK (1927, p. 256). Sur la côte d'Azur, OLLIVIER (1929, p. 85) la réunit à l'association à *Tenarea tortuosa*.

Dans l'Atlantique nord, on a signalé à plusieurs reprises des associations à Corallines, qui sont à comparer avec l'association à *Corallina mediterranea* de la Méditerranée, mais la composition floristique de ces associations diffère beaucoup de celle de la Méditerranée. Il s'agit d'associations distinctes, mais présentant le même aspect physionomique et des exigences écologiques comparables. On pourrait les considérer comme appartenant à une même « Formation », en employant ce terme dans le sens habituel des phytogéographes.

15. — Association à *Ralfsia verrucosa*

Au-dessus du niveau, sur les rochers trop abrités pour permettre l'établissement de l'association à *Tenarea tortuosa*, le *Ralfsia verrucosa* constitue une ceinture souvent très développée. Cette Phéophycée forme des croûtes noirâtres, tantôt isolées et à contour circulaire, tantôt confluentes et constituant une large bande continue. Ces croûtes étendues, qui recouvrent presque toute la surface de la roche, s'opposent généralement à l'établissement d'autres espèces. Lorsque ses thalles ne sont pas confluents, le *Ralfsia verrucosa* est assez souvent associé

Source MNHN Paris

au *Lithoderma adriaticum* et au *Placoma vesiculosa*, petite chroococcacée formant des thalles globuleux, olivâtres, de consistance gélatineuse et constituant souvent un revêtement continu.

Le *Ralfsia verrucosa* porte rarement des épiphytes, à part quelques *Ectocarpus*, *E. irregularis* en particulier, et aussi, au début de l'hiver, de nombreuses plantules de *Porphyra leucosticta*, dont les rhizoïdes pénètrent parfois à l'intérieur de la fronde des *Ralfsia*, mais qui n'arrivent généralement pas à l'état adulte.

Fertile en hiver et au printemps, c'est également à cette époque que le *Ralfsia*, espèce vivace (Chaméphycée), présente sa période de végétation active, ses croûtes présentent alors une teinte claire, souvent jaune olivâtre, due aux jeunes tissus qui se développent à ce moment à la partie supérieure des croûtes des années précédentes, qui, seules, s'observent pendant l'été et qui présentent, à cette époque-là, une couleur noire.

L'association à *Ralfsia verrucosa* est surtout bien développée sur les rochers horizontaux lisses et bien éclairés. Elle fait défaut sur les rochers à surface très irrégulière et dans les stations ombragées.

Constituant à elle seule, dans les stations très calmes, toute la végétation littorale au-dessus du niveau, l'association à *Ralfsia verrucosa* forme, dans les stations moins abritées, une ceinture définie, située au-dessous de celle du *Rissoella verruculosa* et au-dessus de celle du *Nemoderma tingitanum*. Cette situation correspond donc à celle occupée par l'association à *Tenarea tortuosa*, et l'on pourrait, à la rigueur, considérer l'association à *Ralfsia verrucosa* comme une « variété » propre aux stations abritées de l'association à *Tenarea tortuosa*. On pourrait dire également, en employant la terminologie utilisée par Ad. Davy de Virville (1932), pour les lichens marins, que l'association à *Ralfsia verrucosa* constitue une zone ou ceinture de remplacement.

Très développée dans certaines stations de la côte catalane, et en particulier dans l'avant-port de Port-Vendres, l'association à *Ralfsia verrucosa*, que j'ai observée également en Algérie (1931, p. 210), doit être répandue dans toute la Méditerranée occidentale, bien qu'elle n'ait jamais été considérée comme une association distincte.

Dans l'Atlantique nord, où le *Ralfsia verrucosa* est fréquent, il ne paraît avoir été considéré comme formant une association distincte que par Miranda (1931, p. 87), sur la côte cantabrique.

16. — Association à *Scytosiphon Lomentaria*

Cette association est caractérisée par le *Scytosiphon Lomentaria*,

Source MNHN Paris

qui forme souvent des peuplements presque purs, mais auxquels s'ajoutent souvent les espèces suivantes :

Enteromorpha compressa,	**Chaetomorpha aerea*,
Enteromorpha Linza,	**Cladophora dalmatica*,

—

Ectocarpus confervoides,	*Ectocarpus irregularis*,
— *siliculosus*,	— *virescens*,

—

Porphyra leucosticta,	*Ceramium tenuissimum*.

Le *Scytosiphon Lomentaria*, associé à ces diverses espèces, se rencontre dans les stations abritées, soit émergées, soit immergées.

Sur les rochers horizontaux et abrités, il forme, en hiver, un revêtement dense, soit à lui seul, soit associé à d'autres espèces de l'association, et notamment aux *Enteromorpha* et à l'*Ectocarpus irregularis*, qui, ainsi que le *Chaetomorpha aerea*, vivent fixés sur les rochers, tandis que la plupart des autres espèces sont généralement épiphytes sur le *Scytosiphon*.

L'association à *Scytosiphon Lomentaria* se rencontre généralement à une faible hauteur au-dessus du niveau, et dans des stations continuellement mouillées par le ressac, car les espèces qui la constituent supportent mal la dessiccation.

Cette association peut également s'observer dans des stations continuellement immergées, ce cas s'observe, en particulier, à Banyuls, dans le vivier du Laboratoire Arago, dont le fond est couvert, par endroits, par le *Scytosiphon Lomentaria*. Dans ces conditions, cette algue se rencontre, non seulement sur les rochers, mais aussi sur les cailloux et les graviers, ainsi que sur les rhizomes et les feuilles de *Zostera* et de *Cymodocea*.

L'association à *Scytosiphon Lomentaria* est, à Banyuls, exclusivement hivernale et vernale. Le développement du *Scytosiphon Lomentaria* débute en novembre, et il atteint son complet développement en quelques semaines. Ainsi que l'ont déjà observé plusieurs auteurs, la croissance de cette algue est extrêmement rapide, et l'on est tout surpris de la voir couvrir les rochers dans des localités où l'on n'avait pas noté sa présence peu de jours auparavant.

Sur les rochers émergés, le *Scytosiphon Lomentaria* et les algues qui lui sont associées commencent à disparaître en avril. Généralement, il n'en reste plus trace à la fin de mai, et les rochers qu'elles

Source MNHN Paris

couvraient de leurs frondes pendant l'hiver sont, le plus souvent, entièrement dépourvus de végétation pendant l'été.

Dans les stations immergées, la période de végétation est plus longue; plus précoce et déjà adulte et de grande taille fin novembre, le *Scytosiphon Lomentaria* persiste dans ces conditions jusqu'en juin et même jusqu'au début de juillet, lors des années froides, et lorsque l'agitation de la mer a retardé son échauffement dans les stations calmes et peu profondes où vit le *Scytosiphon*.

L'association à *Scytosiphon Lomentaria* est répandue dans toute la Méditerranée, je l'ai en particulier observée en Algérie et sur la côte d'Azur, où OLLIVIER (1929, p. 75) l'a signalée sous le nom d'association à *Scytosiphon-Enteromorpha*.

Dans l'Atlantique nord, COTTON (1912) et HAMEL (1928) indiquent surtout le *Scytosiphon Lomentaria* dans l'association des cuvettes littorales, et particulièrement dans les cuvettes à fond de sable. Aux Fœroé, BØRGESEN (1905) cite cette espèce parmi les caractéristiques de sa « *Stictyosiphon*-Association » des côtes abritées au-dessous du niveau de l'eau.

Ces associations atlantiques diffèrent trop, au point de vue de la composition floristique et des caractères écologiques, de l'association à *Scytosiphon Lomentaria* de la Méditerranée, pour qu'un rapprochement étroit puisse être fait.

17. — **Association à *Enteromorpha intestinalis***

On peut réunir sous ce nom les différents groupements d'algues vivant dans les stations saumâtres ou sursalées de l'étage littoral, et constitués presque exclusivement de Chlorophycées (*Enteromorpha* et *Cladophora*, en particulier).

Ce type d'association peut se rencontrer soit dans les cuvettes isolées au-dessus du niveau, où une lente évaporation entraîne une élévation de la salinité, soit dans les suintements d'eau douce, dont l'eau peut également diluer celle des cuvettes. Le développement de cette association est également favorisé par la pollution de l'eau.

L'*Enteromorpha intestinalis* est l'espèce la plus caractéristique de cet ensemble de stations. Elle se présente tantôt sous sa forme typique avec sa fronde de grande taille, bulleuse et intestiniforme, souvent remplie de gaz, c'est la forme la plus fréquente dans les cuvettes sursalées, tantôt sous la forme *cornucopiae* plus caractéristique des suintements d'eau douce, chargée de matières organiques. Mêlées à

Source MNHN Paris

l'*Enteromorpha intestinalis*, ou le remplaçant complètement, on rencontre d'autres espèces du même genre :

**Enteromorpha micrococca,*
— *compressa,*
— *flexuosa.*

Aux Entéromorphes s'associent souvent des *Cladophora* (*Cladophora expansa* en particulier), qui vivent tantôt mêlés aux *Enteromorpha*, tantôt formant à eux seuls des peuplements à peu près purs.

Toutes ces algues d'eau saumâtre peuvent se rencontrer toute l'année, mais elles sont généralement plus développées en hiver et au printemps; elles sont plus rares en été, où l'absence de pluie est la règle.

Je n'insisterai pas ici sur ce groupe d'associations d'algues d'eaux saumâtres. A part quelques suintements d'eau douce et polluée, à Banyuls et à Cerbère, et les cuvettes à eau souillée et à salinité variable, fréquentes à Collioure, les eaux saumâtres sont peu abondantes et leur flore assez pauvre dans les limites de la région étudiée.

Ces associations d'algues vivant dans les eaux polluées et à salinité variable semblent être cosmopolites et se rencontrent à peu près semblables à elles-mêmes sous toutes les latitudes, partout où les conditions écologiques favorables se trouvent réalisées, aussi bien dans les eaux dessalées par apport d'eau douce que dans les eaux sursalées par évaporation, comme dans les marais salants, par exemple. Les algues qui constituent la végétation de ces stations sont remarquablement euryhalines et eurythermes.

18. — **Association à *Cladophora Rudolphiana***

On peut désigner sous ce nom la végétation caractéristique des cuvettes littorales peuplées de Chlorophycées, que j'ai antérieurement étudiées en collaboration avec Davy de Virville (1933, p. 628), sous le nom de flaques à Chlorophycées.

Les algues constituant cette association sont toutes (si l'on ne tient pas compte des Diatomées) des Chlorophycées :

**Cladophora Rudolphiana,*
* — *crystallina,*
— *Hutchinsiae,*
* — *Ruchingeri,*
— *dalmatica,*
* — *hamosa* var. *refracta,*
* — *albida* et sa var. *refracta,*

Source MNHN, Paris

Chaetomorpha aerea,
* — *Adriani,*
Enteromorpha compressa,
— *flexuosa,*
Ulva lactuca.

Cette association se rencontre dans les cuvettes littorales peu profondes, situées à un niveau assez élevé et exposées au soleil. La vaste surface de ces cuvettes et leur peu de profondeur permettent à l'eau qu'elles contiennent de suivre facilement les variations de température de l'air. Celle-ci est plus froide en hiver que celle de la mer libre, et, au contraire, beaucoup plus élevée en été.

Les variations de salinité sont également considérables : dessalure due aux pluies en hiver, augmentation de la salinité par évaporation en été. Néanmoins, ces variations de la salinité sont moins fortes que celles qui s'observent dans les cuvettes où s'installe l'association à *Enteromorpha intestinalis*. De plus, l'association à *Cladophora Rudolphiana* se rencontre surtout dans les eaux pures et non polluées par des matières organiques.

Les algues sont généralement très abondantes dans ces cuvettes, par rapport à la quantité d'eau; de plus, leur métabolisme très actif, favorisé encore par la chaleur en été et l'éclairement intense, entraîne une alcalinisation souvent très forte de l'eau de ces cuvettes, dont le pH peut atteindre et même dépasser 9,4 pendant la journée.

Si l'on compare les conditions écologiques régnant dans ces cuvettes en hiver et en été, on voit qu'elles sont très différentes pendant ces deux saisons. En hiver, la température de l'eau est basse et la salinité le plus souvent faible, alors qu'en été la température est très élevée et la salinité forte. Dans ces conditions, il n'est pas étonnant que les végétations estivale et hivernale présentent des différences très grandes dans leur composition floristique.

En hiver et au printemps dominent les *Cladophora crystallina*, *Cl. dalmatica*, *Chaetomorpha Adriani*. La première de ces trois espèces est la plus abondante et constitue souvent, dans les cuvettes situées très haut, des peuplements à peu près purs. Ces espèces disparaissent rapidement au cours du printemps, alors que les *Cladophora Hutchinsiae* et *Ruchingeri* persistent plus longtemps dans les cuvettes inférieures.

En été, les espèces les plus abondantes sont les *Cladophora Rudolphiana* et *Cl. albida* var. *refracta*, qui manquaient en hiver.

Etant donné cette différence de végétation pendant ces deux périodes de l'année, il y aurait peut-être lieu de distinguer deux associations distinctes, l'une hivernale et vernale, l'autre estivale, susceptibles de se succéder dans une même cuvette selon les saisons.

Source MNHN Paris

L'association à *Cladophora Rudolphiana* est très largement répandue dans la Méditerranée. Je l'ai observée en Algérie, à Cherchell (1931, p. 191), et elle correspond sans doute, au moins en partie, au « *Refracto-Cladophoretum* » signalé par LORENZ (1863, p. 204) dans le golfe de Quarnero. Dans l'Atlantique nord, on a décrit souvent des associations de cuvettes à *Cladophora* plus ou moins comparables à l'association à *Cladophora Rudolphiana* de la Méditerranée.

C. — *Etage infralittoral supérieur*

19. — **Association à *Cystoseira mediterranea***

Sur les rochers battus, au-dessous du niveau moyen, se rencontre une importante association dont l'espèce dominante et la plus caractéristique est le *Cystoseira mediterranea*. Cette Sargassacée vivace forme une ceinture continue sur les rochers, et ses larges haptères, recouvrant en grande partie la roche, s'opposent à la fixation d'autres espèces de grande taille; aussi l'aspect de l'association est-il très homogène et sa composition floristique peu variée (Pl. XI, photo 21). Dans les stations moins exposées au choc des vagues, les *Cystoseira abrotanifolia* et *elegans* se mêlent au *Cystoseira mediterranea*.

Les algues associées au *Cystoseira mediterranea* peuvent se diviser en deux groupes : d'une part, les épiphytes et les parasites fixés sur le tronc et les rameaux du *Cystoseira;* d'autre part, les espèces sciaphiles formant une strate inférieure sous les rameaux du *Cystoseira* et fixées sur ses haptères ou sur la roche même.

Parmi les épiphytes, il en est de très caractéristiques de l'association, qui ne se retrouvent qu'exceptionnellement sur d'autres hôtes que le *Cystoseira mediterranea;* c'est le cas des Phéophycées suivantes :

**Ectocarpus paradoxus,*
**Streblonema Valiantei,*
**Sphacelaria hystrix.*

La première de ces algues est un épiphyte à peu près constant en été, et qui recouvre les rameaux du *Cystoseira mediterranea* de ses petites touffes muqueuses, globuleuses. Les deux autres espèces sont moins fréquentes. Le *Streblonema Valiantei* est une algue endophyte produisant des galles mamelonnées sur les rameaux du *Cystoseira*. Le *Sphacelaria hystrix* est également une espèce à base endophyte, vivant uniquement sur certains *Cystoseira*, en particulier sur *C. mediterranea*, *C. stricta* et *C. ericoides*.

Outre ces épiphytes localisés à la partie supérieure des rameaux

Source MNHN Paris

du *Cystoseira*, on rencontre d'autres espèces qui trouvent un abri contre le soleil sur la tige dressée ou la partie inférieure des rameaux primaires du *Cystoseira*. C'est le cas des Floridées suivantes :

**Gelidium latifolium*,	**Polysiphonia deludens*,
Asparagopsis armata,	*Ceramium diaphanum*,
Jania rubens,	*Ceramium tenue*,
**Gastroclonium clavatum*,	*Callithamnion tetragonum*, etc...
Polysiphonia fruticulosa,	

La tige dressée est souvent recouverte également de petites Squamariacées formant des croûtes minces et adhérentes.

Sous la puissante végétation du *Cystoseira mediterranea*, sur ses haptères et sur le rocher, à l'abri du choc des vagues et de l'éclairement trop intense, s'établit une strate protégée d'algues sciaphiles. Parmi elles, les Corallinacées viennent en premier lieu et, en particulier, les Mélobésiées (Lithothamniées), qui recouvrent souvent en partie les haptères du *Cystoseira mediterranea* :

Pseudolithophyllum expansum,	*Corallina mediterranea*,
Lithophyllum incrustans,	*Jania longifurca*,
— *dentatum*,	— *rubens*,
Mesophyllum lichenoides,	*Amphiroa rigida*,

auxquelles s'ajoutent de nombreuses Floridées sciaphiles, parmi lesquelles :

Gigartina acicularis,	*Peyssonnelia Squamaria*,
Pterocladia capillacea,	*Callithamnion granulatum*,

sont les plus caractéristiques et les plus abondants. Il faut y joindre également plusieurs petites Céramiacées fragiles, *Callithamnion* sp. pl., *Antithamnion cruciatum* et *plumula*, *Crouania attenuata*, *Pleonosporium Borreri*, *Ceramium* sp. pl. et le *Falkenbergia Hillebrandii*, ainsi que bon nombre d'espèces citées à propos de l'association à *Corallina mediterranea*.

L'association à *Cystoseira mediterranea* est l'une des plus caractéristiques des rochers battus de l'étage infralittoral supérieur, et se rencontre tout le long de la côte catalane, dans les stations favorables.

Sa limite supérieure, très nettement délimitée, est située au niveau moyen des basses eaux, de telle sorte qu'elle ne se trouve qu'exceptionnellement émergée lors d'une mer très basse. Dans ces conditions, surtout si l'émersion se prolonge un peu et coïncide avec un temps chaud et un ciel pur, les individus de *Cystoseira mediterranea*, situés au-dessus du niveau à ce moment, meurent et prennent une teinte noire caractéristique avant de se décomposer.

Source MNHN Paris

La limite inférieure de cette association est beaucoup moins nette et varie sensiblement selon les localités. Elle est généralement située à quelques mètres au-dessous du niveau moyen, mais au-dessous de 1 mètre, le *Cystoseira mediterranea* devient moins abondant et ne constitue plus un revêtement dense et continu sur les rochers, comme plus haut.

L'association à *Cystoseira mediterranea* est, ainsi que je l'ai indiqué plus haut, caractéristique des rochers battus. Elle est surtout bien développée sur les rochers peu ou moyennement inclinés. Sur les rochers verticaux, l'association est moins vigoureuse et elle fait défaut sur les rochers en surplomb. Elle manque également dans les grottes et les stations très ombragées. Son espèce la plus caractéristique, *Cystoseira mediterranea* est, en effet, une algue photophile.

Bien que surtout développée dans les stations fortement battues, cette association peut se rencontrer dans des stations relativement calmes, où les associations littorales à *Tenarea tortuosa* et à *Rissoella verruculosa* font défaut. Il semble bien que le *Cystoseira mediterranea* recherche surtout une eau bien éclairée, mais ne subissant pas de fortes élévations de température. Ces conditions sont réalisées dans les stations calmes lorsque la nature du rivage met en contact le *Cystoseira mediterranea* avec une grande quantité d'eau. C'est ainsi que cette algue est fréquente sur les rochers isolés au milieu des baies, où l'eau est calme mais s'échauffe peu; par contre, elle souffre manifestement dans des stations relativement plus battues, mais peu profondes, où l'eau s'échauffe facilement par mer calme. Dans ces conditions, le *Cystoseira mediterranea* peut mourir même sans avoir subi d'émersion.

En résumé, le *Cystoseira mediterranea* est surtout une algue photophile, mais sténotherme, ne supportant ni une émersion de longue durée, ni une forte élévation de la température de l'eau. La constance de la température paraît être une condition plus importante pour cette algue que l'agitation de l'eau, qui favorise surtout son développement en s'opposant à l'élévation de la température.

Ces conclusions sont analogues à celles auxquelles était arrivé Ollivier (1929, p. 119) pour le *Cystoseira stricta* Sauv., sur la côte d'Azur.

L'association à *Cystoseira mediterranea* s'observe toute l'année, le *Cystoseira mediterranea* et les Corallinacées, en particulier, étant des algues pérennantes; mais l'aspect de l'association varie suivant les saisons. Le *Cystoseira mediterranea* est, en effet, une hémiphanérophycée, qui perd presque tous ses rameaux à l'automne. Il est alors réduit à sa tige tronciforme, courte, portant seulement quelques rameaux grêles et courts. Ces rameaux se développent pendant l'hiver et pré-

Source MNHN Paris

sentent à cette époque une belle iridescence violacée assez vive, qu'ils ne tardent pas à perdre. L'association est surtout bien développée au printemps et au début de l'été.

L'association à *Cystoseira mediterranea* est exclusivement méditerranéenne, elle a été sommairement décrite à Naples par FUNK (1927, p. 267), mais c'est à C. SAUVAGEAU (1912, p. 109), qui a tout particulièrement étudié le *Cystoseira mediterranea* à Banyuls, que nous devons les indications les plus complètes et les plus précises sur la biologie de cette espèce.

Il faut rapprocher étroitement de l'association à *Cystoseira mediterranea* l'association à *Cystoseira stricta* Sauv., décrite sur la côte d'Azur par OLLIVIER (1929, p. 86). J'ai pu moi-même, tant à Villefranche et à Antibes que sur les côtes nord-africaines, constater la grande ressemblance de ces deux associations.

L'association à *Cystoseira stricta* ne diffère en effet de la précédente que par le remplacement du *Cystoseira mediterranea* par le *C. stricta*. Ces deux espèces, quoique bien distinctes, sont d'ailleurs morphologiquement très voisines l'une de l'autre et possèdent les mêmes exigences écologiques. Elles constituent toutes deux des espèces vicariantes du *Cystoseira ericoides* de l'Océan (SAUVAGEAU, 1920, p. 46).

Dans l'Adriatique, le *Cystoseira corniculata*, à en juger par les observations de SCHILLER (1915), constitue, sur les rochers battus au-dessous du niveau, une association comparable aux deux associations précédentes de la Méditerranée occidentale.

20. — **Association à *Cystoseira elegans***

Dans les stations modérément battues ou assez calmes, au fond des anses en particulier, le *Cystoseira elegans* forme des prairies étendues, soit seul, soit associé à d'autres espèces du même genre, et en particulier aux :

*Cystoseira caespitosa,
— abrotanifolia,
* — crinita.

Comme le *Cystoseira mediterranea*, le *Cystoseira elegans* forme des peuplements très denses et s'oppose ainsi au développement d'une flore abondante, sous son couvert.

Il porte néanmoins, ainsi que les autres *Cystoseira* qui lui sont associés, un certain nombre d'épiphytes, en particulier :

Source MNHN Paris

**Ectocarpus Lebelii,*	**Sphacelaria tribuloides,*
**Myriactula Rivulariae,*	— *cirrosa,*
Stilophora rhizodes,	*Halopteris scoparia,*
**Colpomenia sinuosa,*	*Dictyota dichotoma* var. *implexa,*
Asparagopsis armata,	*Polysiphonia fruticulosa,*
Jania rubens,	*Ceramium circinatum,*
Chylocladia Kaliformis,	*Ceramium barbatum,* etc...

auxquels il faut ajouter les **Chaetomorpha gracilis* et **implexa*, qui, non fixés, vivent en grosses touffes enchevêtrées parmi les rameaux de *Cystoseira elegans* et *C. abrotanifolia.*

L'association à *Cystoseira elegans* se rencontre près du niveau de l'eau, jusqu'à quelques mètres au-dessous. A 2 ou 3 mètres de profondeur, le *Cystoseira caespitosa* l'emporte en abondance sur le *C. elegans.* La limite supérieure du *Cystoseira elegans* est moins élevée que celle du *Cystoseira mediterranea*, et il ne se rencontre jamais émergé, même exceptionnellement.

L'association à *Cystoseira elegans* est caractéristique des stations un peu abritées, où les rochers s'enfonçent en pente douce, comme c'est le cas, par exemple, dans l'anse du Sanatorium, où l'association est bien développée.

Cette association se rencontre dans des stations fortement éclairées et fait défaut dans les stations ombragées, mais à l'inverse de l'association à *Cystoseira mediterranea*, elle peut supporter des élévations de température assez fortes, comme il s'en produit sur les fonds horizontaux de peu de profondeur dans les anses abritées, ainsi que dans les grandes cuvettes peu profondes et en communication à peu près constante avec la mer, où l'association peut également se rencontrer (Pl. XV, photo 30).

En d'autres termes, l'association à *Cystoseira elegans* remplace l'association à *Cystoseira mediterranea* dans les stations trop calmes, et où l'eau s'échauffe trop pour permettre à cette dernière association de s'établir. C'est ce qu'avait déjà observé SAUVAGEAU (1912, p. 160), qui écrit : « A l'entrée de la baie du Troc, le *C. mediterranea* abonde, à l'exclusion du *C. elegans;* puis celui-ci se mélange à lui en proportion de plus en plus grande, et finalement le remplace dans les points abrités. »

Le *Cystoseira elegans* et le *C. caespitosa*, qui sont les deux espèces les plus caractéristiques de cette association, ne sont connus avec certitude que sur les côtes catalanes. J'ignore quelle association remplace l'association à *Cystoseira elegans* dans les autres régions de la Méditerranée. D'après ce que j'ai observé en Algérie, ces stations

Source MNHN Paris

calmes et peu profondes doivent être généralement occupées par des associations où dominent d'autres espèces de *Cystoseira* (*C. selaginoides* en particulier) et des Sargasses.

21. — Association à *Dictyopteris membranacea* et *Phyllaria reniformis*

Cette association est caractérisée par les espèces suivantes :

**Dictyopteris membranacea*,	**Dilophus Fasciola*,
**Taonia atomaria*,	* — *ligulatus*,
Dictyota dichotoma,	**Phyllaria reniformis*.

auxquelles s'ajoutent les algues suivantes, moins constantes et moins exclusives :

**Ulva rigida*,	*Codium dichotomum*.

—

Cladostephus verticillatus.

—

Gelidium pectinatum,	*Sphaerococcus coronopifolius*,
Pterocladia capillacea,	*Falkenbergia Hillebrandii*,
Phyllophora nervosa,	Mélobésiées.

Ce sont surtout les trois Dictyotales : *Dictyopteris*, *Taonia* et *Dictyota* qui dominent et donnent à cette association son aspect caractéristique. La Laminariale *Phyllaria reniformis*, bien que plus rare, est également une des espèces très caractéristiques de cette association.

Toutes ces algues sont généralement presque dépourvues d'épiphytes macroscopiques, sauf le *Phyllaria reniformis*, dont la fronde est souvent envahie par des *Ectocarpus* (*E. siliculosus* en particulier), et le *Taonia atomaria*, qui porte presque constamment, en fin de végétation, l'*Ectocarpus Battersii* var. *mediterranea*, petit épiphyte spécial à cette espèce.

Il est intéressant de noter l'aspect homogène de cette association, composée de plusieurs espèces, souvent mêlées, mais ayant la même couleur et un aspect morphologique assez analogue, telles que les *Dictyopteris*, *Taonia*, *Dictyota* et *Dilophus*.

Cette association s'observe dans l'étage infralittoral supérieur, toujours au-dessous du niveau de l'eau et succédant généralement vers le bas à l'association à *Corallina mediterranea*, ou à l'association à *Ralfsia verrucosa*. Elle s'étend jusqu'à plusieurs mètres de profondeur. Elle est particulièrement développée dans les stations un peu abritées du choc des vagues, mais pas trop calmes. Elle supporte bien un éclai-

Source MNHN Paris

rement assez intense, mais elle prospère surtout dans les stations où la lumière est un peu atténuée, telles que les parois verticales des rochers ou l'entrée des grottes marines (Pl. X, photo 20).

La plupart des espèces de cette association peuvent également se rencontrer dans les cuvettes moyennement ombragées et toujours en communication avec la mer (Pl. XVI, photo 32). Bien que vivant surtout dans l'eau pure, quelques espèces de ce groupement sont susceptibles de se développer dans les stations où l'eau est fortement polluée; c'est le cas, en particulier, du port de Port-Vendres, où les parois verticales des quais sont couvertes, en juin-juillet, d'une végétation continue de *Taonia atomaria* qui, dans cette localité, atteint une grande taille et présente des segments très étroits qui le font ressembler à un *Dictyota*. Dans cette localité, il vit mêlé à des Entéromorphes, des Ulves et au *Codium dichotomum*.

L'association à *Dictyopteris membranacea* et *Phyllaria reniformis* est surtout bien développée au printemps et au début de l'été. Composée en majeure partie d'algues annuelles (Hypnophycées ou Eclipsiophycées) et d'algues pérennantes à frondes dressées, annuelles (Hémicryptophycées), dont la période de repos a lieu à la fin de l'été et au début de l'automne, l'association se présente à cette époque sous un aspect décrépit. Déjà, en juillet, le *Taonia atomaria* est en voie de disparition. Les *Dictyota* et les *Dilophus* résistent plus longtemps.

En octobre-novembre, la fronde du *Dictyopteris membranacea* est réduite à ses nervures, tandis que de la base spongieuse s'élèvent de nouvelles pousses.

En hiver, l'association se présente sous l'aspect d'un gazon ras composé de jeunes pousses des différentes espèces de Dictyotales, qui atteindront leur taille adulte en mai-juin. Dans certains cas, le *Pterocladia capillacea* est dominant en hiver, dans les stations les plus ombragées. Il peut parfois former des peuplements assez étendus, à l'exclusion de toute Dictyotale. Il est souvent associé au *Gelidium pectinatum*, comme c'est le cas en particulier dans la grotte du cap Béar.

22. — Association à *Padina pavonia* et *Cladostephus verticillatus*

Alors que les associations littorales sont composées le plus souvent d'un petit nombre d'espèces, dont la présence est généralement constante dans toutes les stations favorables au développement de l'association, dans l'étage infralittoral supérieur, la flore, plus riche et plus variée, se prête beaucoup moins bien à la distinction d'associations caractéristiques d'une station donnée, la flore variant souvent

Source MNHN, Paris

beaucoup dans diverses localités d'une même station, sans qu'il soit toujours possible de saisir les relations qui peuvent exister entre ces variations et l'influence du milieu.

Aussi, l'association à *Padina pavania* et *Cladostephus verticillatus*, que je propose de distinguer ici, groupe-t-elle peut-être plusieurs petites associations élémentaires, qu'il y aura sans doute lieu de distinguer ultérieurement, mais que, pour le moment, je crois préférable de réunir en une seule association synthétique, caractéristique des rochers ensoleillés peu profonds, couverts de sédiments, des stations calmes.

Les espèces les plus caractéristiques et les plus fréquentes de cette association sont les suivantes :

Merismopedia glauca,
Spirulina miniata,
— tenuissima,
Oscillatoria nigroviridis,
**Hydrocoleum glutinosum,*
**Isactis plana,*
Calothrix aeruginea,
— confervicola.

—

Ulva lactuca,
Enteromorpha Linza,
** — clathrata,*
**Cladophora utriculosa,*
**Acetabularia mediterranea.*

—

**Strepsithalia Liagorae,*
**Compsonema Liagorae,*
**Liebmania Leveillei,*
**Colpomenia sinuosa,*
Sphacelaria cirrosa,
**Halopteris scoparia,*
**Cladostephus verticillatus,*
Dictyota dichotoma,
**Padina pavonia,*
Cystoseira abrotanifolia.

—

**Liagora viscida,*
— distenta,
Gelidium crinale,
Hypnea musciformis,
**Gracilaria compressa,*
**Lithophyllum (?) Notarisii,*
Jania rubens,
— corniculata,
Amphiroa rigida,
Laurencia obtusa,
** — papillosa,*
Herposiphonia secunda,
Lophosiphonia obscura,
Rytiphlaea tinctoria,
**Halopitys incurvus,*
Falkenbergia Hillebrandii,
Acrosorium uncinatum, etc...

Cette association se rencontre dans toutes les stations calmes et bien éclairées, depuis le niveau moyen de la mer jusqu'à la profondeur de 4 à 5 mètres. Elle se rencontre aussi dans les cuvettes profondes

Source MNHN, Paris

toujours en communication avec la mer. Elle est bien développée sur les rochers couverts de sédiments (sable ou vase sableuse), sur lesquels la base, formée de rhizoïdes enchevêtrés des *Halopteris scoparia* et des *Padina pavonia*, se fixe solidement. Tandis que d'autres espèces (*Gelidium crinale*, *Lophosiphonia obscura*, etc...) vivent à demi enterrées dans le sable qu'elles contribuent à maintenir entre leurs filaments.

L'aspect de l'association à *Padina-Cladostephus* est très hétérogène, et, selon les localités, c'est tantôt l'une ou l'autre des espèces caractéristiques qui domine. Parmi celles-ci, les *Padina pavonia*, *Cladostephus verticillatus*, *Halopteris scoparia*, *Liagora viscida* et *distenta* et *Laurencia obtusa* sont les plus fréquents et forment parfois des peuplements purs assez étendus; mais la plupart des espèces de ce groupement ne sont pas des caractéristiques exclusives de l'association.

Un des principaux caractères écologiques de l'association à *Padina-Cladostephus* réside dans sa résistance aux températures élevées et à l'éclairement intense. Elle se développe surtout sur les rochers horizontaux, depuis le niveau de l'eau jusqu'à quelques mètres de profondeur, dans les stations où les *Cystoseira* sont rares ou absents et ne peuvent pas, par conséquent, permettre à une flore moins héliophile de se développer sous leur ombre. A ce point de vue, *Halopteris scoparia* et *Padina pavonia* sont particulièrement résistants et subsistent pendant tout le cours de l'été, lorsque les autres espèces ont été tuées par la trop grande lumière ou la température trop élevée.

Certaines espèces plus sciaphiles, comme le *Jania corniculata*, trouvent un abri relatif dans les touffes denses de l'*Halopteris scoparia* et du *Cladostephus verticillatus*, qui portent généralement une riche flore d'épiphytes. Certains auteurs (BERNER, 1932) ont voulu attribuer à ces épiphytes le rôle d'écran protecteur contre la grande lumière. Dans ces conditions, les épiphytes joueraient un rôle utile vis-à-vis de leur support.

Cette hypothèse finaliste ne me paraît nullement justifiée. D'ailleurs, les épiphytes, bien loin d'être utiles à l'algue qui les porte, lui sont nuisibles en facilitant, à la fin de la végétation, l'arrachement, par les vagues, des touffes qu'ils alourdissent. Ce fait est particulièrement net en ce qui concerne le *Cladostephus verticillatus* couvert de *Jania corniculata*; dans ce cas, le poids des épiphytes dépasse de beaucoup celui de l'hôte, ce qui entraîne une rupture prématurée de la base de la touffe.

C'est également à l'influence de la lumière très intense qu'il faut sans doute attribuer la faible teneur en pigments de beaucoup des algues de cette association, dont certaines présentent en outre une

Source : MNHN, Paris

calcification plus ou moins grande, qui les font paraître parfois entièrement blanches, comme c'est le cas, par exemple, de l'*Acetabularia mediterranea* (Pl. XIX, photo 38), parmi les Chlorophycées, du *Padina pavonia*, parmi les Phéophycées, et des *Liagora*, parmi les Floridées. De même, les *Laurencia obtusa*, d'un beau rouge en hiver, se décolorent au cours de l'été, en perdant la presque totalité de leurs pigments normaux (Phycoérythrine et Chlorophylle), mais en acquérant, par contre, un pigment jaune d'or dissous dans les vacuoles des cellules externes de leur fronde.

Beaucoup d'autres Rhodophycées de cette association présentent également une teinte vert clair ou jaunâtre, bien différente de la couleur pourpre plus ou moins foncée qu'ils présentent dans les stations ombragées ou à la base des touffes compactes (*Hypnea musciformis*).

Sur le fond de la végétation, uniformément de teinte claire, seules les touffes noirâtres de *Cladostephus verticillatus* et d'*Halopteris scoparia* font des taches plus sombres, atténuées souvent, d'ailleurs, par la mince couche de sédiments vaseux qui les recouvre.

Située dans l'étage infralittoral, l'immersion est la règle pour la plupart des stations où se développent cette association. Néanmoins, il peut arriver que, par mer très calme, les espèces situées le plus haut se trouvent émergées. C'est ce qui a parfois lieu, en particulier pour le *Padina pavonia*, qui forme souvent une ceinture assez nette au niveau moyen de l'eau, mais néanmoins supporte assez mal une émersion un peu prolongée et d'ailleurs toujours exceptionnelle (Pl. XIX, photo 37). De même, le *Laurencia obtusa*, qui forme souvent des tapis denses sur les rochers plats situés au niveau, est parfois exposé à l'émersion qui lui est néfaste. Par contre, les *Halopteris*, *Cladostephus*, *Liagora*, etc., qui ne se rencontrent qu'à une profondeur un peu plus grande, ne sont jamais exposés à l'émersion.

Les aspects saisonniers de cette association sont assez variables. En hiver, les *Cladostephus* et *Halopteris* dominent, portant comme épiphytes de nombreuses petites Floridées; à ce moment, les *Padina* sont généralement peu développés, et les *Liagora* et *Acetabularia* font entièrement défaut. Ce sont, au contraire, ces espèces qui dominent en été, souvent engluées de Cyanophycées. Tandis qu'à la fin du printemps, la diatomée bleue (*Navicula ostrearia* Gaill.) recouvre souvent d'un enduit muqueux, tout à fait comparable par l'aspect et la couleur à celui que formerait une Cyanophycée, les extrémités du *Liebmannia Leveillei* et du *Cladostephus verticillatus*.

L'association à *Padina pavonia* et *Cladostephus verticillatus*, décrite ici, semble correspondre, au moins en partie, au « *Zonarietum* » décrit par LORENZ (1863, p. 207) dans le golfe de Quarnero.

Source MNHN Paris

Elle correspond bien également à l'association à *Enteromorpha Linza-Cladostephus-Laurencia obtusa* signalée par FUNK (1927, pp. 254 et 261) dans le golfe de Naples.

Dans l'Atlantique nord, sur les côtes de France, plusieurs espèces appartenant à cette association se retrouvent dans les cuvettes littorales ensoleillées.

23. — Association à *Cystoseira discors* et *Cystoseira barbata*

Cette association se rencontre à peu près dans les mêmes stations que l'association à *Padina-Cladostephus*, mais à condition que la profondeur soit suffisante, car si l'association à *Padina-Cladostephus* peut se développer parfois sous quelques centimètres d'eau seulement, les *Cystoseira* réclament, pour pouvoir vivre, une profondeur plus grande.

Les espèces les plus fréquentes et les plus caractéristiques de cette association sont les suivantes :

**Oscillatoria miniata,* *Symploca hydnoides,*	*Spirulina miniata.*
**Enteromorpha ramulosa,* *Enteromorpha Linza,* **Siphonocladus pusillus,*	**Chaetomorpha Linum,* *Halimeda Tuna.*
Halopteris scoparia, *Sphacelaria cirrosa,* *Colpomenia sinuosa,* *Dictyota dichotoma,* *Padina pavonia,*	*Dictyopteris membranacea,* **Cystoseira discors,* ** — barbata,* *— crinita,* *— abrotanifolia.*
Gelidium latifolium, **Gelidiella lubrica,* *Amphiroa rigida,* *Jania rubens,* *Epilithon membranaceum,* *Laurencia pinnatifida,*	*Laurencia obtusa,* *Rytiphlaea tinctoria,* **Alsidium corallinum,* **Alsidium Helminthochorton,* *Polysiphonia fruticulosa,* **Polysiphonia flocculosa, etc...*

Cette association se rencontre depuis une dizaine de centimètres au-dessous du niveau jusqu'à 4 à 5 mètres de profondeur, sur les fonds rocheux couverts de sédiments, dans les stations calmes et bien éclairées. Elle peut supporter une certaine pollution de l'eau; dans ce cas, c'est surtout le *Cystoseira barbata* qui domine. L'association

Source MNHN Paris

peut également se rencontrer dans les larges cuvettes profondes, le plus souvent en communication avec la mer; néanmoins, à Collioure, dans de très vastes cuvettes isolées à basse mer, et où l'eau s'échauffe beaucoup (pouvant atteindre 30°C), l'association à *Cystoseira discors-barbata* est bien développée. Dans certaines cuvettes, le *C. discors* forme des peuplements à peu près purs (Pl. XV, photo 29); dans d'autres, le *Cystoseira barbata* est dominant. Dans ces cuvettes, où l'eau atteint une température élevée, le *C. barbata* porte divers épiphytes particulièrement intéressants : *Siphonocladus pusillus* et *Gelidiella lubrica*, algues d'affinité tropicale, que la haute température du milieu favorise. Dans cette même cuvette de Collioure, le tronc du *Cystoseira barbata* est recouvert d'une éponge en croûte, renfermant dans ses tissus l'*Aphanocapsa Raspaigellae*, Cyanophycée rouge, généralement localisée en profondeur.

Le *Cystoseira abrotanifolia*, bien que souvent abondant et même parfois dominant dans l'association à *Cystoseira discors-barbata*, n'en est pas caractéristique, car il se retrouve à peu près dans toutes les stations peu profondes. On le rencontre, en particulier, soit dans les cuvettes (Pl. XV, photo 30), soit dans la mer libre (Pl. XVII, photo 33). Dans ce dernier cas, cette algue atteint souvent un très grand développement en été et ses rameaux, qui peuvent dépasser 1 mètre de long et qui sont pourvus de nombreux aérocystes, flottent à la surface de l'eau, formant un écran très efficace à l'ombre duquel se développe une flore sciaphile formant une strate inférieure, où dominent les Floridées : *Rytiphlaea tinctoria*, *Alsidium corallinum* et *Helminthochorton*, qui y rencontrent, à la fois, l'éclairement faible et la température élevée dont elles ont besoin.

L'aspect de l'association est assez homogène, ce sont les divers *Cystoseira*, dont l'apparence est à peu près la même, qui donnent à cette association sa physionomie particulière. En hiver, lorsque ceux-ci sont, pour la plupart, à l'état de repos, et réduits à leurs troncs et à quelques rameaux principaux peu développés, les Entéromorphes dominent, tandis que les *Cystoseira* portent diverses Floridées épiphytes, *Polysiphonia fruticulosa*, *Laurencia pinnatifida*, etc., qui disparaissent bientôt. En été, par contre, les *Cystoseira* dominent, et les longs rameaux flottants de couleur jaune clair des *Cystoseira abrotanifolia* et *barbata* cachent la strate sciaphile des petites Rhodophycées gazonnantes, bien développées à cette époque.

La disposition des rameaux pourvus d'aréocystes du *Cystoseira barbata*, flottant horizontalement à la surface de l'eau, avait déjà été signalée et figurée par TECHET (1906, p. 11, fig. 3) dans le golfe de Trieste.

Source MNHN Paris

L'association à *Cystoseira discors-barbata*, bien représentée également en Algérie et en Tunisie, correspond partiellement au « Litoral-*Cystosiretum* » dont LORENZ (1863, p. 217), dans le golfe de Quarnero, a distingué plusieurs « Variations ». Cette association doit également correspondre, au moins en partie, aux associations à *Cystoseira abrotanifolia*, association à *Cystoseira abrotanifolia-barbata-Sargassum linifolium* et association à *Cystoseira barbata*, signalées par FUNK (1927, pp. 266-267) dans le golfe de Naples, et dont la distinction ne me paraît pas très claire.

Par contre, l'association à *Cystoseira discors*, signalée par FUNK (1927, p. 268) dans la même région, diffère certainement de l'association à *Cystoseira discors-barbata* décrite ici. L'association à *Cystoseira discors* du golfe de Naples se rencontrant à une profondeur plus grande (5-10 mètres). On sait d'ailleurs (SAUVAGEAU, 1912) que les mêmes espèces de *Cystoseira* ne se rencontrent pas toujours au même niveau à Banyuls et à Naples. A Banyuls, le *Cystoseira discors* est localisé près du niveau et ne dépasse pas quelques mètres de profondeur, tandis que dans le golfe de Naples, d'après VALIANTE (1883, p. 18), il se rencontre jusqu'à 25-30 mètres de profondeur.

24. — Association à *Gymnogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervosa*

L'association à *Gymnogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervosa* est caractéristique des rochers très ombragés et très battus, situés entre le niveau de la mer et à 2-3 mètres de profondeur. Elle est constituée surtout de Rhodophycées, le plus souvent de petite taille. Les espèces appartenant à cette association sont les suivantes :

**Palmophyllum crassum* var. *orbiculare*, **Cladophora coelothrix*, *Cladophora pellucida*,	**Valonia utricularis*, *Halicystis parvula*, **Bryopsis plumosa*, **Derbesia Lamourouxii*.

—

Aglaozonia reptans, *Halopteris filicina*,	*Dictyota dichotoma*.

—

Bonnemaisonia asparagoides, *Asparagopsis armata*, *Peyssonnelia polymorpha*, *Mesophyllum lichenoides*,	*Lithophyllum incrustans*, — *papillosum*, — (?) *Hauckii*, *Pseudolithophyllum expansum*,

Source : MNHN, Paris

Melobesia farinosa,
Epilithon membranaceum,
Corallina mediterranea,
Grateloupia filicina,
**Cryptonemia Lomation,*
Cruoria purpurea,
Calosiphonia vermicularis,
Plocamium coccineum,
**Sphaerococcus coronopifolius,*
**Rhodophyllis bifida,*
**Phyllophora nervosa,*
**Gymnogongrus nicaeensis,*
**Gigartina acicularis,*
Rhodymenia Ardissonei,
**Lomentaria articulata,*
**Lomentaria clavellosa* var. *conferta,*
Spermothamnion repens,
**Griffithsia sphaerica,*
**Callithamnion caudatum,*
**Gymnothamnion elegans,*
**Antithamnion cruciatum,*
Antithamnion Plumula,
Hymenoclonium serpens,
Herposiphonia secunda,
Dasya corymbifera,
Falkenbergia Hillebrandii,
**Hypoglossum Woodwardii,*
**Apoglossum ruscifolium,*
**Erythroglossum Lenormandi,*
Acrosorium uncinatum.

Toutes ces espèces forment sur les rochers verticaux ou en surplomb, exposés au choc des vagues, un revêtement dense d'algues de petite taille, en général mêlées à des animaux fixés : éponges, ascidies, bryozoaires, etc...

Bien que beaucoup d'algues de cette association soient très fragiles (la plupart des Céramiacées et des Délessériacées), leur petite taille leur permet de résister sans dommage aux chocs souvent violents du ressac. Beaucoup d'espèces, bien que généralement très bien fructifiées, ne possèdent, dans cette station, qu'une taille réduite : c'est le cas, en particulier, du *Plocamium coccineum* et du *Sphaerococcus coronopifolius*. Les espèces plus développées, d'ailleurs plus rares, sont coriaces et extrêmement résistantes au déchirement et à l'arrachement; tel est, par exemple, le *Phyllophora nervosa*, qui forme des touffes denses, généralement couvertes d'épiphytes (Mélobésiées en particulier).

D'autres espèces forment des croûtes lisses et charnues, impossibles à détacher du substratum (*Palmophyllum crassum* var. *orbiculare*, *Cruoria purpurea*). D'autres, enfin, sont fortement calcifiées (*Peyssonnelia polymorpha*, Lithothamniées).

Les facteurs écologiques nécessaires au développement de cette association sont, d'une part l'éclairement relativement très faible, ce qui explique que certaines espèces de l'association se retrouvent aussi en profondeur, et, d'autre part, l'agitation très forte de l'eau, surtout au pied des falaises verticales, où cette association est bien développée à l'ombre du trottoir surplombant de *Tenarea tortuosa*, et où le ressac est toujours très violent.

Source MNHN Paris

Si le *Gymnogongrus nicaeensis* peut être considéré comme une espèce caractéristique exclusive de cette association (car il ne descend pas en profondeur et ne se rencontre que près du niveau dans les stations battues et très faiblement éclairées), il n'en est pas de même du *Phyllophora nervosa*, qui, lui, vit également en profondeur, où il atteint un développement beaucoup plus grand que dans les stations situées près du niveau. Il fait, par contre, généralement défaut dans les stations obscures et calmes, situées près du niveau, ce qui est assez curieux puisqu'il prospère en profondeur en l'absence de toute agitation importante de l'eau.

Cette association se rencontre toute l'année, néanmoins elle est surtout bien développée en hiver, beaucoup de petites Floridées annuelles disparaissant en été. Les espèces pérennantes elles-mêmes, comme le *Gymnogongrus nicaeensis*, présentent leur période de repos en été et sont alors réduites à leur partie basale ou à leurs stolons rampants. Néanmoins, le *Phyllophora nervosa*, qui est une Phanérophycée vivant plusieurs années, reste toujours à peu près semblable à lui-même, présentant seulement en hiver de nouvelles pousses de teinte claire, dépourvues des épiphytes (Mélobésiées en particulier), qui envahissent le reste de sa fronde.

Cette association à *Gymnogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervosa* se retrouve sans doute dans une grande partie de la Méditerranée. Je l'ai observée tout à fait semblable à ce qu'elle est à Banyuls, en Algérie, à Cherchell (1931, p. 188). Dans l'Adriatique, l'identification de cette association avec celles décrites par LORENZ est assez difficile à établir.

A Naples, FUNK (1927, p. 261) décrit une association à *Phyllophora palmettoides-Valonia utricularis*, qui correspond en partie à l'association à *Gymnogongrus nicaeensis-Phyllophora nervosa*. Il en est de même de son association des grottes à *Plumaria-Halopteris* (1927, p. 263).

Sur la côte d'Azur, OLLIVIER ne cite pas d'association identique à l'association à *Gymnogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervosa*. Son association à *Cladophora repens-Griffithsia phyllamphora*, qui semble s'en rapprocher par les conditions dans lesquelles elle se rencontre (surplombs très exposés aux vagues, du niveau à plusieurs mètres de profondeur), me paraît plutôt devoir être rattachée à l'association à *Peyssonnelia Squamaria*.

A Marseille, le *Phyllophoretum*, étudié par BERNER (1931, p. 53), correspond, me semble-t-il, à mon association à *Gymnogongrus nicaeensis-Phyllophora nervosa*.

Dans l'Atlantique nord, cette association paraît faire défaut;

Source : MNHN, Paris

on peut toutefois la comparer avec les associations de Floridées couvrant les parois rocheuses très ombragées et battues découvrant à basse mer, telle que l'association à *Plumaria elegans* et *Callithamnion tetricum*, décrite par MIRANDA (1931, p. 87).

25. — **Association à *Peysonnelia Squamaria***

Cette association, qui n'est pas toujours facile à distinguer de la précédente, et qui renferme également des espèces de l'association à *Dictyopteris membranacea* et *Phyllaria reniformis*, comprend les espèces suivantes :

**Lyngbya sordida*,	*Oscillatoria Corallinae*,
Ulva rigida, **Cladophora prolifera*, — *repens*, **Bryopsis hypnoides*, * — *monoica*, **Pseudobryopsis myura*,	*Derbesia Lamourouxii*, — *tenuissima*, *Pseudochlorodesmis furcellata*, *Udotea petiolata*, **Halimeda tuna*, *Codium difforme*, — *dichotomum*.
Halopteris scoparia, — *filicina*, *Nereia filiformis*, *Phyllaria reniformis*,	*Zanardinia prototypus*, *Dictyopteris membranacea*, *Cystoseira spinosa*.
**Scinaia furcellata*, *Bonnemaisonia asparagoides*, *Gelidium pectinatum*, *Pterocladia capillacea*, *Rhizophyllis Squamariae*, **Peyssonnelia Squamaria*, — *rubra*, *Mesophyllum lichenoides*, *Corallina mediterranea*, **Grateloupia dichotoma*, * — *filicina*, *Cryptonemia Lomation*, **Thuretella Schousboei*, *Plocamium coccineum*,	*Sphaerococcus coronopifolius*, **Gymnogongrus Griffithsiae*, — *norvegicus*, *Gigartina acicularis*, *Botryocladia botryoides*, *Lomentaria clavellosa*, *Sphondylothamnion multifidum*, **Griffithsia opuntioides*, **Bornetia secundiflora*, *Monospora pedicellata*, *Pleonosporium Borreri*, *Callithamnion tripinnatum*, *Platythamnion crispum*, *Wrangelia penicillata*,

Source MNHN Paris

Microcladia glandulosa,
Polysiphonia opaca,
Pterosiphonia parasitica,
— *pennata,*
Heterosiphonia Wurdemanni,
Halodictyon mirabile,
Falkenbergia Hillebrandii,
Hypoglossum Woodwardii,
Acrosorium uncinatum,
Nitophyllum punctatum.

L'association à *Peyssonnelia Squamaria* se rencontre, comme celle à *Gymnogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervosa*, dans les stations très ombragées situées près du niveau, soit sous les surplombs, soit dans les cuvettes des rochers battus, toujours en communication avec la mer et abritées de la lumière directe par des rochers surplombants. Alors que l'association précédente est caractéristique des rochers battus, celle-ci ne se rencontre que dans les stations calmes et où la roche est le plus souvent couverte de sédiments. Il existe, évidemment, des stations intermédiaires dont la flore participe à la fois de celle des deux associations, ce qui en rend la distinction parfois malaisée. Les conditions écologiques particulières à cette association — faible éclairement et eaux peu agitées — expliquent qu'un certain nombre d'espèces soient communes aux associations de profondeur (association à *Cystoseira spinosa* et *C. opuntioides*) et à l'association à *Peyssonnelia Squamaria*. C'est le cas, en particulier, d'une des espèces les plus fréquentes et les plus caractéristiques de ce groupement : le *Peyssonnelia Squamaria*, qui vit également en profondeur jusqu'à 30 m. Son mode de fixation, peu résistant à l'arrachement par les vagues, ne lui permet pas de se développer dans les stations battues. Cette algue forme souvent, sous les surplombs abrités, des peuplements très étendus; elle porte souvent deux épiphytes : *Nereia filiformis* et *Rhizophyllis Squamariae*, qui ne se rencontrent qu'exceptionnellement sur d'autres hôtes.

La composition floristique de cette association est très variée, et le nombre des espèces élevé. Les Floridées n'y sont pas aussi abondantes proportionnellement que dans l'association précédente. On y rencontre des Cyanophycées sciaphiles, en particulier *Lyngbya sordida*, qui, dans cette association, possède une couleur brune et non la belle teinte rouge carmin qu'elle présente en profondeur. Les Chlorophycées sont bien représentées, surtout par des Siphonales. Les Phéophycées comprennent plusieurs espèces, surtout abondantes en profondeur (*Zanardinia prototypus*, *Cystoseira spinosa*), qui peuvent cependant remonter près du niveau, dans les stations calmes et faiblement éclairées.

Toujours immergée, soit dans la mer libre, soit dans les cuvettes plus ou moins en relation avec la mer, les limites inférieures de cette association sont assez difficiles à préciser; il est probable que cette

Source MNHN Paris

association passe insensiblement aux associations de profondeur, et en particulier à l'association à *Cystoseira spinosa* et *Cystoseira opuntioides*, qui se développe à partir de 10 à 15 mètres.

L'aspect de cette association est assez différent de celui de la précédente : les algues de grande taille sont plus nombreuses. En hiver, les Rhodophycées dominent; c'est l'époque de fructification et de végétation des *Peyssonnelia*, ainsi que de nombreuses autres petites Floridées épiphytes. Tandis que d'autres espèces font défaut à cette saison : Eclipsiophycées à prothalles comme le *Nereia filiformis*, ou Hémicryptophycées à rhizome comme l'*Udotea petiolata*.

Comme dans le cas de la plupart des associations des étages littoral et infralittoral supérieur, la flore est donc beaucoup plus riche en hiver qu'en été, c'est ce que montrent les deux relevés suivants de la flore des parties ombragées d'une même cuvette, située au cap du Troc, dans une fente obscure, abritée de l'éclairement direct par un rocher surplombant.

RELEVÉ I (19 janvier 1932)

Cladophora prolifera,
Halimeda Tuna,
Codium difforme,
— *dichotomum.*

—

Dictyopteris membranacea,

—

Pterocladia capillacea,
Peyssonnelia Squamaria,
Cruoriopsis Rosenvingii,
Mesophyllum lichenoides,
Corallina mediterranea,
Plocamium coccineum,
Sphaerococcus coronopifolius,
Phyllophora nervosa,
Gymnogongrus nicaeensis,
Callithamnion tripinnatum,
Platythamnion crispum,
Laurencia pinnatifida,
Rytiphlaea tinctoria,
Hypoglossum Woodwardi,
Hypoglossum Woodwardi,
Acrosorium uncinatum.

RELEVÉ II (30 août 1932)

Pseudobryopsis myura,
Derbesia Lamourouxii,
Udotea petiolata,
Halimeda Tuna,
Codium difforme,
— *dichotomum.*

—

Dictyopteris membranacea,

—

Pterocladia capillacea,
Peyssonnelia Squamaria,
Mesophyllum lichenoides,
Corallina mediterranea,
Sphaerococcus coronopifolius,
Phyllophora nervosa.

Source MNHN Paris

Il faut remarquer toutefois que, dans cette cuvette, comme c'est souvent le cas dans ce type de station, la florule n'est pas homogène et comprend un certain nombre d'espèces étrangères à l'association. L'ensemble est intermédiaire entre l'association à *Peyssonnelia Squamaria* et celle à *Gymnogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervosa*.

Je crois néanmoins utile de donner ces deux relevés, comme exemple de la végétation d'un point déterminé à deux époques très différentes de l'année, car je ne possède pas d'autres relevés de flore de surplombs toujours immergés faits exactement au même point à deux saisons opposées de l'année.

Ainsi que je l'ai indiqué plus haut, l'association à *Cladophora repens-Griffithsia phyllamphora*, signalée par OLLIVIER (1929, p. 86) sur la côte d'Azur, semble correspondre en partie à l'association à *Peyssonnelia Squamaria*. Il faut vraisemblablement lui rapporter aussi l'association à *Halimeda tuna-Codium tomentosum* décrite par FUNK (1927, p. 262), à Naples.

26. — **Association à *Ulva lactuca***

Dans les stations peu profondes, fortement éclairées et où l'eau est polluée par des apports de matières organiques, comme par exemple dans le port de Port-Vendres et dans la baie de Banyuls, près du cap Doune, la flore est constituée surtout d'Ulvacées, qui dominent nettement. On y rencontre surtout *Ulva lactuca*, de très grande taille, avec ses formes *myriotrema* et *lacinulata*, ainsi que les *Enteromorpha Linza* et *compressa*.

Au printemps, le *Scytosiphon Lomentaria* est également abondant. Dans certaines stations, on peut rencontrer également le *Cystoseira barbata*, ainsi que diverses espèces appartenant à l'association à *Padina Pavonia* et *Cladostephus verticillatus*, susceptibles de vivre en eau polluée.

Comme on le voit, cette association est assez mal caractérisée floristiquement. Elle est constituée par les espèces eurythermes susceptibles de supporter un éclairement intense et une eau riche en matières organiques.

Les Ulves, elles-mêmes, caractéristiques mais non pas exclusives de ce groupement, se rencontrent dans presque toutes les associations de l'étage infralittoral supérieur, où la lumière est assez intense et l'agitation de l'eau faible.

L'aspect de l'association varie peu au cours de l'année, les Ulves étant toujours présentes; néanmoins, celles-ci montrent un minimum d'abondance très net à la fin de l'automne et au début de l'hiver.

Source MNHN Paris

On sait que le développement des Ulves est particulièrement favorisé par la présence de matières organiques azotées dans l'eau de mer. COTTON (1911), ainsi que LETTS et RICHARDS (1911), en particulier, ont signalé le développement exubérant de ces algues dans les stations où l'eau de mer est mêlée d'eau d'égout. Expérimentalement, FOSTER (1914) a d'ailleurs montré que la croissance des Ulves est plus rapide dans les eaux dont la teneur en azote (ammoniacal, nitrique et urée) est supérieure à la normale.

Cette association à *Ulva lactuca* peut donc être considérée comme constituant une véritable association « rudérale », favorisée par l'abondance des matières organiques.

27. — Association à *Petalonia Fascia*

Cette association est également caractéristique des eaux polluées de l'étage infralittoral supérieur, mais elle se rencontre dans des stations moins éclairées et où l'eau est plus agitée que celle où s'observe l'association à *Ulva lactuca*.

Je l'ai observée, en particulier, dans le port de Collioure, et surtout à l'extrémité de l'égout du Sanatorium de Banyuls. Dans cette localité, la végétation, en février 1932, était constituée par les espèces suivantes :

Ulva lactuca,	*Enteromorpha Linza*.
Ectocarpus fasciculatus, **Petalonia Fascia*, *Colpomenia sinuosa*,	*Scytosiphon Lomentaria*, *Cystoseira mediterranea*,
Porphyra leucosticta, **Erythrotrichia ciliaris*, *Gelidium crinale*, **Corallina officinalis*,	*Laurencia obtusa*, — *pinnatifida*, *Ceramium circinatum*.

ainsi que par de nombreuses Diatomées épiphytes.

Les Moules (*Mytilus gallo-provincialis*), également favorisées par l'abondance des matières organiques, sont bien développées dans cette localité.

Comme on le voit, la flore de cette localité est assez banale. Les deux seules espèces caractéristiques sont *Petalonia Fascia* et *Corallina officinalis*, qui, dans la Méditerranée, semble remplacer le *Corallina mediterranea* dans les stations où l'eau est polluée.

Source MNHN Paris

L'*Erythrotrichia ciliaris*, abondant sur le *Corallina officinalis*, est également, à Banyuls, caractéristique de cette association. Je ne sais s'il en est de même ailleurs. L'association à *Petalonia Fascia* est surtout bien développée en hiver, le *Petalonia Fascia* étant une Eclipsiophycée dont le stade délophycé est hivernal (décembre à mai).

D. — *Etage infralittoral inférieur*

L'étage infralittoral inférieur, à l'opposé des étages littoral et infralittoral supérieur, est caractérisé par l'homogénéité des conditions physiques : lumière, température, composition physico-chimique et agitation de l'eau, exposées à des variations beaucoup moins grandes selon les stations que dans les étages supérieurs.

Aussi la flore de l'étage infralittoral inférieur est-elle très homogène, et il n'est pas possible d'y distinguer de nombreuses associations. Il n'en existe que deux : l'une caractéristique des fonds de roche vive (association à *Cystoseira spinosa* et *C. opuntioides*), l'autre localisée sur le pourtour des fonds rocheux, à une profondeur généralement plus grande et constituant les « fonds coralligènes » de PRUVOT (association à *Pseudolithophyllum expansum* et *Lithophyllum* (?) *Hauckii*).

28 — **Association à *Cystoseira spinosa* et *Cystoseira opuntioides***

Cette association, très riche en espèces, se rencontre sur les fonds de roche vive à partir d'une dizaine de mètres de profondeur, jusqu'à 35 mètres environ. C'est-à-dire partout où les fonds sont rocheux, en particulier, à l'extrémité des caps (caps Béar, Oullestreil, l'Abeille, Peyrefite, Cerbère, etc.).

Les relevés suivants (Tableau IX) donnent la composition floristique de cette association à diverses époques de l'année. Ces relevés ont été établis par l'examen minutieux du produit de dragages exécutés en des points déterminés. En général, chaque relevé correspond au produit de plusieurs coups de drague (trois ou quatre en général) exécutés sensiblement au même point et le même jour.

Les localités correspondant à ces relevés sont les suivantes :

I. Cap du Troc, par 12-15 mètres de profondeur, 20 janv. 1932.

II. Entre le cap Oullestreil et le cap Castell, par 20 à 25 mètres, 16 janvier 1932.

Source : MNHN, Paris

III. Cap l'Abeille, entre le cap l'Abeille et le cap du Troc (devant le Rech de Milan), par 20 mètres, 28 janvier 1932.

IV. Extrémité du cap Oullestreil, par 10-12 mètres, 30 janv. 1932.

V. Cap Béar, entre 15 et 25 mètres, 4 avril 1932.

VI. Cap Béar, par 20-25 mètres, 22 juin 1932.

VII. Cap Béar, par 25-28 mètres, 1er septembre 1931.

VIII. Cap Cerbère, par 30-35 mètres, 21 septembre 1931.

IX. Cap Peyrefite, par 30-35 mètres, 21 septembre 1932.

X. Cap Béar, vers Paulilles, par 25-26 mètres, 26 novembre 1932.

XI. Cap Béar, par 30 mètres, 5 décembre 1932.

Source MNHN Paris

TABLEAU IX

Association à *Cystoseira spinosa* et *Cystoseira opuntioides*

	HIVER				PRINTEMPS	ÉTÉ				AUTOMNE	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Aphanocapsa Raspaigellae	+		+	+	+	+					+
— *Feldmanni*			+	+	+	+					
— *litoralis* (?)							+				
Microcoleus Wuitneri		+			+	+					
— *Codii*		+			+					+	
— *Vouki*										+	+
Hydrocoleum coccineum										+	
Lyngbya Agardhii										+	+
— *gracilis*		+									
— *sordida* f. *maxima*								+	+	+	+
Brachytrichia Balani f. *purpurea*					+						
Palmophyllum crassum					+	+	+		+	+	+
Endoderma majus							+	+			
Ulvella Setchellii											+
Blastophysa rhizopus							+				
Valonia macrophysa	+		+	+	+	+	+	+	+	+	
Cladophora pellucida										+	+
— *protifera*	+				+	+	+			+	
Halicystis parvula		+	+			+	+		+	+	+
Pseudochlorodesmis furcellata	+			+							
Udotea petiolata	+	+	+	+		+	+		+	+	+
Halimeda Tuna f. *platydisca*			+		+	+	+	+	+	+	+
Codium difforme		+	+		+	+		+	+	+	
Codium Bursa	+					+	+	+	+	+	+
— *dichotomum*										+	
Ectocarpus confervoides						+					
Streblonemopsis irritans					+						
Elachista intermedia						+	+	+			
Leathesia mucosa						+	+				
Halopteris filicina	+	+	+	+	+	+			+	+	
Cladostephus verticillatus										+	
Arthrocladia villosa								+			

Source MNHN Paris

	HIVER			PRINTEMPS		ÉTÉ				AUTOMNE	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Zanardinia prototypus	+	+	+	+	+	+		+		+	+
Cutleria monoica						+					
Aglaozonia chilosa						+				+	+
Taonia atomaria						+					
Dictyopteris membranacea	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
Dictyota dichotoma						+		+	+	+	+
— *linearis*									+		
Sargassum salicifolium f. *diversifolia*							+		+		+
— *Hornschuchii*			+								
Cystoseira spinosa	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
— *opuntioides*	+	+	+		+	+		+			
Rhodochorton Hauckii											+
— *velutinum*		+									
Scinaia complanata								+			
Bonnemaisonia asparagoides	+	+	+	+		+					
— *clavata*						+					
Asparagopsis armata						+					
Gelidium pectinatum				+	+		+		+	+	+
Dudresnaya verticillata						+	+				
Acrosymphyton purpuriferum						+		+	+		
Rhizophyllis Squamariae	+	+		+	+				+		+
— *Codii*											+
Peyssonnelia Squamaria	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
— *rubra*			+		+	+			+	+	+
— *atropurpurea*			+								
— *Harveyana*							+			+	
— *polymorpha*					+	+	+	+		+	
Ethelia Van-Bosseae										+	+
Mesophyllum lichenoides		+		+		+		+		+	
Pseudolithophyllum expansum	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Melobesia farinosa											+
Amphiroa cryptarthrodia							+				
— *Beauvoisii*	+	+		+		+				+	
Corallina mediterranea			+	+							
Jania rubens	+	+	+	+	+					+	
— *longifurca*		+									

Source MNHN Paris

	HIVER				PRINTEMPS	ETÉ				AUTOMNE	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Jania corniculata			+			+					
Halymenia dichotoma	+				+		+				+
— *Floresia*						+					
— *ulvoidea*						+					
— *Rodrigueziana*						+			+		
Cryptonemia Lomation	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
— *tunaeformis*						+	+				
Acrodiscus Vidovichii	+		+		+	+	+				+
Callymenia tenuifolia									+		
— *Requienii*									+		
Calosiphonia vermicularis		+	+	+							
Plocamium coccineum	+	+	+	+							
Sphaerococcus coronopifolius	+	+	+	+	+	+			+		+
Neurocaulon grandifolium						+					
Rhodophyllis bifida						+					
— *appendiculata*								+			
Phyllophora nervosa	+	+	+	+				+	+	+	
— *Heredia*		+									
Fauchea repens			+			+					+
Gloiocladia furcata					+			+	+		
Chrysymenia ventricosa			+			+			+		
Botryocladia botryoides		+	+	+	+	+	+		+	+	+
— *Chiajeana*						+			+		
— *Boergesenii*					+			+			
Rhodymenia Ardissonei									+	+	
Lomentaria linearis					+	+	+		+		
Champia parvula								+			
Lejolisia mediterranea	+	+									
Ptilothamnion micropterum	+		+	+							
Spermothamnion flabellatum							+		+	+	+
Monospora pedicellata		+									
Pleonosporium Borreri	+	+	+	+							
Callithamnion tripinnatum	+	+	+	+							
— *byssoides*		+									
Seirospora sphaerospora						+	+				
Antithamnion plumula	+		+		+	+		+			
— *cruciatum* var. *radicans.*											+

Source MNHN Paris

	HIVER				PRINTEMPS	ÉTÉ				AUTOMNE	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Platythamnion crispum	+	+		+							
Hymenoclonium serpens					+			+			
Crouania attenuata	+								+		+
— *bispora*				+		+					
— *procera*						+		+			
Wrangelia penicillata	+	+	+	+	+	+		+			+
Ceramothamnion adriaticum	+										+
Ceramium Bertholdi									+		
— *transversale*											+
— *tenuissimum*										+	
Microcladia glandulosa					+	+				+	+
Laurencia paniculata											+
— *obtusa*	+				+	+	+		+	+	+
— *pinnatifida*		+	+	+	+	+	+				
Rodriguezella Strafforellii					+			+		+	
Janczewskia verrucaeformis							+				
Chondria tenuissima							+				
Polysiphonia pulvinata						+					
— *elongata*						+		+	+		
— *subulifera*						+			+		
Herposiphonia secunda	+	+									+
Halopitys incurvus					+						
Rytiphlaea tinctoria										+	+
Vidalia volubilis		+		+	+		+			+	
Dasyopsis plana	+	+			+	+		+	+	+	+
— *spinella*	+							+	+		
Dasya ocellata						+		+			+
Falkenbergia Hillebrandii	+	+	+	+	+	+		+			+
Hypoglossum Woodwardii	+	+	+	+							+
Apoglossum ruscifolium	+		+			+					
Erythroglossum Sandrianum						+			+		
Nitophyllum punctatum				+							
Acrosorium uncinatum	+		+			+					
— *venulosum*		+		+	+		+				

Source MNHN Paris

Aux espèces énumérées dans ces onze relevés, il y a lieu d'ajouter les espèces suivantes, également caractéristiques de l'association, mais qui ne figurent pas dans ces relevés :

**Phormidium Feldmanni,*
—
**Didymosporangium repens,*
—
Lithoderma adriaticum (?),
**Myriactula stellulata,*
**Corynophlaea Hamelii,*
**Sphacelaria Plumula,*
—
**Halymenia latifolia,*
**Gracilaria corallicola,*
**Neurocaulon reniforme,*
**Dohrniella neapolitana,*
Antithamnion tenuissimum,
**Rodriguezella Pelagosae,*
**Polysiphonia dichotoma,*
**Dasyopsis cervicornis,*
**Erythroglossum balearicum.*

Comme on le voit, cette association comprend plus de 150 espèces, parmi lesquelles beaucoup sont caractéristiques, ou tout au moins, spéciales aux stations de profondeur.

Ainsi que je l'ai indiqué plus haut, cette association est caractéristique des fonds rocheux, sur lesquels les *Cystoseira* pérennants peuvent s'implanter solidement. Ce sont eux qui dominent et qui doivent vraisemblablement former, sur ces fonds, des prairies continues d'aspect homogène. Des deux *Cystoseira*, le *C. spinosa* est de beaucoup le plus abondant; il est toutefois moins caractéristique de l'association que le *Cystoseira opuntioides*, beaucoup plus rare, mais toujours localisé en profondeur, alors que le *C. spinosa* peut, dans les stations calmes et ombragées, remonter à quelques décimètres seulement au-dessous du niveau. Avec les *Cystoseira*, ce sont les Lithothamniées qui dominent, la plupart des autres algues étant, en général, de petite taille et épiphytes.

Certains de ces épiphytes sont spéciaux à certaines espèces et ne se retrouvent généralement pas sur d'autres hôtes. C'est ainsi que le *Didymosporangium repens* ne se trouve que sur l'*Antithamnion cruciatum;* le *Blastophysa rhizopus* et l'*Endoderma majus*, généralement associés, sont localisés sur les Floridées gélatineuses (*Crouania procera*, *Dudresnaya verticillata*, *Acrosymphyton purpuriferum*). C'est sur les *Cystoseira spinosa* et *opuntioides* que se rencontrent presque exclusivement le *Sphacelaria plumula* et l'*Elachista intermedia*. De même le *Sphaerococcus coronopifolius* est l'hôte exclusif, en hiver, du *Rhodochorton velutinum* et du *Ptilothamnion micropterum*. Sur le *Pseudolithophyllum expansum*, se rencontrent l'*Halicystis parvula* ainsi que des Phéophycées en boules gélatineuses (*Leathesia mucosa* et *Corynophlaea Hamelii*). Le *Lejolisia mediterranea* croît en hiver, de préférence sur les hydraires, et les *Aphanocapsa Raspaigellae* et *Feldmanni* se rencontrent exclusivement dans les tissus de diverses éponges (*Hircina variabilis* et *Petrosia ficiformis* en particulier).

Source : MNHN, Paris

Enfin, les *Codium difforme* et *Bursa* hébergent, entre leurs utricules, un certain nombre de Cyanophycées particulières à cette station et colorées en rouge par la phycoérythrine (*Microcoleus Codii*, *Wuitneri*, *Voukii*, *Hydrocoleum coccineum*, *Phormidium Feldmanni*, *Brachytrichia Balani* f. *purpurea*), tandis que les minces disques festonnés de couleur pourpre du *Rhizophyllis Codii* se moulent étroitement sur la surface externe des utricules du *Codium Bursa*.

L'aspect de la végétation, à en juger par le produit des dragages, est assez différent selon les saisons. En hiver, les *Cystoseira* sont réduits à leur tige principale trunciforme, couverte de tophules ayant perdu leurs rameaux à la base et de tophules vierges au sommet. A l'exception de quelques espèces à frondes entièrement pérennantes (Phanérophycées), la plupart des algues vivaces sont réduites, à cette époque, à leurs rhizomes ou à la base pérennante de leurs rameaux principaux. Seules quelques petites Floridées annuelles ne se développent qu'en hiver. En effet, contrairement à ce qui se passe dans les étages littoral et infralittoral supérieur, c'est en été que les algues de profondeur sont bien développées. A cette époque, les *Cystoseira* sont puissamment développés et couverts d'épiphytes nombreux. La plupart des belles Floridées caractéristiques de l'association ne se rencontrent que pendant les mois d'été. C'est également à cette saison que la plupart des espèces sont pourvues d'organes reproducteurs.

Il est assez difficile d'établir une concordance exacte entre l'association à *Cystoseira spinosa* et *Cystoseira opuntioides* de la côte des Albères, et les nombreuses associations de profondeur décrites par LORENZ dans le golfe de Quarnero. Néanmoins, cette association semble correspondre, au moins en partie, avec le *Declivial-Cystosiretum* (LORENZ, 1863, p. 236) et le *Cystosiretum der Tiefe* (*ibid.*, p. 247) de cet auteur.

Dans le golfe de Naples, on peut rapporter à cette association l'association à *Cystoseira Montagnei* (1) décrite par FUNK (1927, p. 268).

L'association à *Lithothamnion fruticulosum* f. *clavulata* et à *Cystoseira spinosa*, décrite par OLLIVIER, (1929, p. 87) sur la côte d'Azur, rappelle bien par sa composition l'association à *Cystoseira spinosa* et *Cystoseira opuntioides* des environs de Banyuls. Elle correspond, en fait, aux deux associations de profondeur : association à

(1) Le *Cystoseira Montagnei*, cité par FUNK, n'est pas le vrai *C. Montagnei* (J. Ag. *pro parte*) Mont., espèce spéciale aux côtes d'Algérie. Il s'agit de la plante désignée sous ce nom par VALIANTE (1883), qui n'est, en réalité, que la forme de profondeur du *Cystoseira spinosa* Sauv.

Source MNHN Paris

C. spinosa et *opuntioides* et association à *Pseudolithophyllum expansum* et *Lithophyllum* (?) *Hauckii*, qu'OLLIVIER ne distinguait pas.

Je manque de renseignements précis sur l'existence de cette association sur les côtes nord-africaines de la Méditerranée, où elle doit vraisemblablement se retrouver.

Cette association est spéciale à la Méditerranée, elle manque dans les régions voisines de l'Atlantique, dont la flore profonde est d'ailleurs fort mal connue.

29. — Association à *Pseudolithophyllum expansum* et *Lithophyllum Hauckii*

Cette association est floristiquement très voisine de la précédente, dont elle ne diffère que par le degré d'abondance des espèces caractéristiques. Alors que l'association à *Cystoseira spinosa* et *Cystoseira opuntioides* se développe sur les fonds de roche vive, où les *Cystoseira* trouvent un substratum résistant leur permettant une fixation solide, l'association à *Pseudolithophyllum expansum et Lithophyllum* (?) *Hauckii* se rencontre sur le pourtour des fonds rocheux, en constituant ce que PRUVOT a appelé les « fonds coralligènes ».

Les *Cystoseira*, qui dominaient dans la précédente association, sont absents ou tout à fait exceptionnels dans celle-ci. La masse la plus importante de la végétation est constituée par des blocs, souvent très volumineux, d'algues calcaires : *Pseudolithophyllum expansum*, *Lithophyllum* (?) *Hauckii*, *Mesophyllum lichenoides*, *Peyssonnelia polymorpha*, sur lesquelles se développent des algues (surtout des Floridées) de taille généralement assez petite. Ces blocs d'algues calcaires constituent le fond de la mer, associés à des productions calcaires d'origine animale (tubes d'annélides, squelettes de bryozoaires et de coralliaires) d'ailleurs beaucoup moins abondantes que les algues calcaires.

Ainsi que je l'ai déjà signalé plus haut, ces blocs de Lithothamniées sont détruits, d'une manière relativement rapide, par des éponges perforantes (*Cliona viridis*), ainsi que par divers mollusques et vers lithophages, qui y creusent leurs galeries. Il s'établit sans doute un équilibre entre la croissance des algues calcaires et l'activité destructive des animaux, qui doit maintenir à une épaisseur à peu près constante la croûte calcifiée qui recouvre le fond.

Les espèces les plus caractéristiques de cette association sont les suivantes :

**Palmophyllum crassum* var. *typicum*,	**Valonia macrophysa*, *Cladophora pellucida*,

Source MNHN Paris

Halicystis parvula,
Halimeda tuna var. *platydisca,*
Udotea petiolata,
**Pseudochlorodesmis furcellata,*
Codium Bursa.

—

**Zanardinia prototypus.*

—

Gelidium pectinatum,
Peyssonnelia rubra,
Peyssonnelia polymorpha,
**Ethelia van-Bosseae,*
**Pseudolithophyllum expansum,*
Mesophyllum lichenoides,
**Lithophyllum* (?) *Hauckii,*
Halymenia dichotoma,
Acrodiscus Vidovichii,
**Cryptonemia tunaeformis,*
**Gracilaria corallicola,*
**Rhodymenia Ardissonei,*
**Gloiocladia furcata,*
**Lomentaria linearis,*
**Botryocladia Boergesenii,*
**Chrysymenia ventricosa,*
**Rodriguezella Strafforellii,*
**Polysiphonia elongata,*
**Dasyopsis plana,*
**Erythroglossum Sandrianum,*
Etc...

Comme on le voit, cette association ressemble beaucoup, par sa composition floristique, à la précédente, parmi les espèces communes aux deux associations, mais qui sont surtout bien développées et abondantes dans celle-ci, il y a lieu de citer en particulier le *Zanardinia prototypus*.

Cette association est surtout bien caractérisée à une profondeur généralement un peu plus grande que l'association précédente, à partir de 20 à 25 mètres jusqu'à la limite de la végétation marquée par l'apparition de la vase, c'est-à-dire aux environs de 40 mètres.

Le nombre des espèces représentées diminue d'ailleurs rapidement au fur et à mesure que l'on s'enfonce plus profondément.

Voici, à titre d'exemple, les relevés des deux dragages les plus profonds qui m'aient rapporté des algues. Il s'agit de fonds coralligènes peu étendus, situés sur rocher au milieu de fonds meubles; bien que connus des pêcheurs, ils ne figurent pas sur les cartes du service hydrographique de la marine, leur profondeur, qui m'a été indiquée par les marins du Laboratoire Arago, est approximative :

I. — Rocher Coureilla, au large du cap l'Abeille, 24 brasses de profondeur (40 m. env.), 27 juin 1932.

Cladophora pellucida.
Zanardinia prototypus,
Dictyopteris membranacea.
Peysonnelia rubra,
Mesophyllum lichenoides.
Botryocladia Boergesenii.
Rodriguezella Strafforellii,
Laurencia obtusa,
Erythroglossum Sandrianum.

Source : MNHN, Paris

II. — La Lioze du large, devant le cap Rédéris, 28 brasses de profondeur (50 m. env.), 27 juin 1932.

Halimeda tuna var. *platydisca*,	*Pseudolithophyllum expansum*,
Pseudochlorodesmis furcellata,	**Botryocladia Boergesenii*,
Taonia atomaria (1),	*Laurencia obtusa*,
Peyssonnelia polymorpha,	*Laurencia pinnatifida*.
Peyssonnelia rubra,	

L'association à *Pseudolithophyllum expansum et Lithophyllum* (?) *Hauckii* présente à peu près le même aspect aux diverses saisons de l'année, les Lithothamniées qui constituent la masse la plus importante de la végétation de ces fonds coralligènes étant des espèces pérennantes (Chaméphycées) dont l'aspect varie peu au cours de l'année. Comme dans l'association précédente, c'est également en été que les petites Floridées épiphytes sur les Lithothamniées sont le mieux développées.

Dans l'Adriatique, LORENZ (1863, pp. 245-246) a décrit, sous le nom de « Facies à *Peyssonnelia orbicularis cum Lithothamniis* », une association de profondeur qui paraît correspondre, au moins en partie, à l'association étudiée ici.

On peut également rapporter à cette association les associations à *Lithophyllum expansum* et à *Lithothamnion Philippii*, décrites par FUNK (1927, p. 273) dans le golfe de Naples.

Ainsi que je l'ai déjà indiqué, l'association à *Lithothamnion fruticulosum* f. *clavulata-Cystoseira spinosa*, décrite par OLLIVIER (1929, p. 87) sur la côte d'Azur, correspond aux deux associations de profondeur que je distingue ici (ass. à *Cystoseira spinosa* et *C. opuntioides* et ass. à *Pseudolithophyllum expansum* et *Lithophyllum-Hauckii*), dont la composition floristique est très semblable et qui se distinguent surtout par leur physionomie différente.

Un fait intéressant à signaler, et d'ailleurs difficilement explicable, est l'absence, sur la côte des Albères, des Lithothamniées à fronde rameuse (*Lithothamnium fruticulosum* Fosl. et *Lithophyllum Racemus* Fosl.), si fréquentes en profondeur dans d'autres régions de la Méditerranée et, en particulier, à Marseille (Mme P. LEMOINE).

30. — Association à *Arthrocladia villosa* et *Sporochnus peduncalatus*

Sur les fonds de graviers, de petits cailloux et de coquilles brisées, on rencontre, entre 25 et 40 mètres de profondeur, une asso-

(1) Espèce étrangère à l'association; la présence du *Taonia atomaria* en profondeur est tout à fait exceptionnelle.

Source MNHN Paris

ciation de Phéophycées annuelles, à développement estival, comprenant les espèces suivantes :

**Spermatochnus paradoxus*,	**Arthrocladia villosa*,
Stilophora rhizodes,	**Sporochnus pedunculatus*,
**Stictyosiphon adriaticus*,	**Carpomitra costata*,

auxquelles s'ajoutent quelques Floridées également à période de végétation estivale :

**Brongniartella byssoides*,	*Polysiphonia subulifera*.

De toutes ces espèces, le *Sporochnus pedunculatus* et l'*Arthrocladia villosa* sont les plus constants et les plus caractéristiques.

Cette association est sans doute assez répandue dans la Méditerranée, néanmoins, elle n'est pas mentionnée par FUNK dans le golfe de Naples. Sur la côte d'Azur, OLLIVIER (1929, p. 87) signale une association à *Arthrocladia-Sporochnus*, *Brongniartella-Polysiphonia flexella* dont il dit ceci : « En été, à 10-20 mètres de profondeur, dans le remous des courants de l'extrémité du cap Ferrat, croissent en abondance *Arthrocladia villosa*, *Sporochnus pedunculatus*, *Brongniartella byssoides* et *Polysiphonia flexella;* ces quatre algues sont rares ou totalement absentes ailleurs. Le faubert, qui remonte très propre, les arrache le plus souvent de leur support sans détacher de fragment de celui-ci. J'en conclus qu'il s'agit d'une roche compacte, assez pauvre en Lithothamniées, ou bien que celles-ci sont encroûtantes et solidement fixées.

Si cette interprétation d'OLLIVIER est exacte en ce qui concerne la nature du fond, il faut reconnaître qu'un tel substratum est exceptionnel pour cette association très caractéristique des fonds graveleux.

En Algérie, dans la baie de Castiglione, par 20-30 mètres de fond, sur des fonds de graviers, de coquilles brisées et de petits cailloux, dénommés localement « gravelle », on rencontre, d'après les dragages effectués par MM. SEURAT et DIEUZEIDE, qui ont bien voulu me communiquer leurs récoltes, une flore estivale appartenant à cette association et qui comprend en particulier :

Spermatochnus paradoxus,	*Carpomitra costata*,
Arthrocladia villosa,	*Polysiphonia subulifera*,
Sporochnus Gaertnera,	*Halymenia latifolia*.

L'association à *Sporochnus pedunculatus* et *Arthrocladia villosa* se rencontre, représentée au moins par ces deux espèces, qui sont les plus constantes et les plus caractéristiques, dans l'Atlantique nord, sur les côtes de France et d'Angleterre. Il est très fréquent, en Bre-

Source MNHN Paris

tagne, de recueillir, soit au dragage, soit en épave, le *Sporochnus pedunculatus* et l'*Arthrocladia villosa* fixés ensemble sur le même petit caillou.

L'« association » de ces deux algues avait déjà frappé les anciens algologues. Dès 1811, D. TURNER (Fuci, III, p. 126) écrivait à ce propos : « It is far from uncommon to find *F. pedunculatus* and *Conferva villosa* growing from the same base; it very seldom indeed happens that one of them is thrown upon the beach at Yarmouth without the other. » Quelques années après, GREVILLE (1830, p. 43), en rappelant l'observation de TURNER, ajoute : « It does the same in the Firth of Forth on the coast of which Mr. Hassel was so fortunate as to find them at the same time and place. »

De même CHAUVIN (1842, p. 67) fait, à propos de l'*Arthrocladia villosa*, qu'il avait observée sur les côtes du Calvados, la remarque suivante : « Un fait à consigner ici, c'est que cette hydrophyte se trouve presque constamment mêlée avec le *Sporochnus pedunculatus;* je n'ai jamais rencontré ces deux algues séparément. »

II. — FACIES MEUBLE

Si la côte des Albères est très favorable à l'étude du facies rocheux, il n'en est pas de même pour le facies meuble, beaucoup moins bien représenté dans cette région, surtout dans l'étage littoral, où les quelques stations appartenant à ce facies sont trop peu étendues pour présenter une végétation bien caractéristique où il soit possible de distinguer des associations n'ayant pas seulement un caractère local. Aussi me suis-je abstenu de décrire ici les associations du facies meuble de l'étage littoral. Celles-ci seront étudiées ultérieurement, dans d'autres régions de la Méditerranée où le facies meuble est mieux représenté.

A. — *Etage supralittoral*

Dans la région de Banyuls, le facies meuble de l'étage supralittoral, représenté par les plages de sable situées au fond des anses calmes, est, comme c'est le cas général, dépourvu de végétation. La végétation phanérogamique halophile, existant dans la partie la plus élevée de la plage, n'appartient pas à l'étage supralittoral, mais à l'étage adlittoral, qui sort du cadre de cette étude.

B. — *Etage littoral*

Dans certaines régions de la Méditerranée, où les fonds meubles (sables et vases) émergeant à marée basse sont largement représentés,

Source MNHN Paris

ceux-ci peuvent être recouverts d'une végétation plus ou moins abondante où dominent les Cyanophycées. C'est ce qui s'observe en particulier en Tunisie, sur les côtes de la petite Syrte (golfe de Gabès), où les fonds de vase et de sables vaseux, découvrant pendant les basses mers, sont recouverts d'un feutrage dense et continu de Cyanophycées, où dominent : *Microcoleus chtonoplastes* Thur. et *Lyngbya aestuarii*. Cette association (association à *Microcoleus chtonoplastes* et *Lyngbya aestuarii*), que nous avons observée en Tunisie, où Mme GAUTHIER-LIÈVRE l'avait déjà signalée (1924) et qui se retrouve également à la Guadeloupe (FELDMANN et LAMI, 1936), n'est pas représentée sur la côte des Albères. On peut néanmoins y rattacher un groupement de Cyanophycées, qui s'observe, en été, à Banyuls, sur les rochers émergents, couverts d'une couche de vase et où se rencontrent les espèces suivantes :

Hydrocoleum lyngbyaceum,
Phormidium fragile,
Spirulina subtilissima,
Oscillatoria margaritifera,
Oscillatoria nigroviridis.

Dans certains cas, le *Chaetomorpha aerea*, surtout fréquent dans les fonds rocheux, peut se développer au niveau de l'eau ou dans les cuvettes, sur fond de sable ou de petits graviers.

Il en est de même du *Gelidium crinale*, que j'ai observé à Antibes (Alpes-Maritimes) en octobre 1925, formant une ceinture très nette au niveau de l'eau dans des stations calmes, sur fond de sable pur qu'il agglomérait entre ses filaments à la manière du *Rhodochorton floridulum* (Dillw.) Näg. Je ne l'ai pas rencontré dans ces conditions dans la région de Banyuls.

C. — *Etage infralittoral*

Dans l'étage infralittoral, les fonds meubles présentent, dans la région de Banyuls, une végétation caractéristique constituée par des Monocotylédones marines, dont les rhizomes s'enfoncent dans le substratum, sable ou vase.

On peut, selon la nature de ce substratum, distinguer deux associations caractérisées : la première par le *Cymodocea nodosa*, et la seconde par le *Posidonia oceanica*. Cette dernière association se rencontre à la fois dans l'étage infralittoral supérieur et dans l'étage infralittoral inférieur.

31. — **Association à *Cymodocea nodosa***

Cette association est caractérisée par les trois monocotylédones suivantes :

Source MNHN Paris

Cymodocea nodosa (Ucria) Aschers.,
Zostera marina L.,
Zostera nona Roth,

qui se rencontrent soit ensemble, soit sous forme de peuplements isolés. Cette association est caractéristique des fonds de sable vaseux ou de vase, dans les stations calmes, depuis une dizaine de centimètres de profondeur jusqu'à quelques mètres au plus.

Le *Zostera nana*, la plus rare des trois espèces, est localisé sur les fonds les plus fortement vaseux, à peu de profondeur.

Le *Cymodocea nodosa* fleurit, à Banyuls, en mai-juin. J'ai observé les fleurs du *Zostera marina* le 14 avril 1932, dans le vivier du Laboratoire. La floraison du *Zostera nana* est sans doute plus rare, je ne l'ai pas observée.

En ce qui concerne le *Zostera marina*, on sait, grâce aux recherches de SETCHELL, que la température de l'eau de la mer joue dans la date de sa floraison; celle-ci se produit en avril ou mai en Méditerranée, et seulement en juillet et août dans les régions plus septentrionales. D'après SETCHELL (1929), l'intervalle de température dans lequel peut se développer le *Zostera marina* est compris entre 10° C. et 20° C. L'intervalle entre 10° C. et 15° C. correspond au développement végétatif de la plante, la floraison n'ayant lieu que lorsque la température de 15° C. est atteinte. Au-dessus de 20° C., la température redevient défavorable et les rameaux dressés florifères disparaissent.

Ces faits correspondent bien, dans leurs grandes lignes, à ce que j'ai observé à Banyuls. Je n'ai malheureusement pas noté la température de l'eau au point où j'ai observé les Zostères en fleurs. Pour le mois d'avril, la moyenne de la température de l'eau de mer, à Banyuls, serait, d'après SAUVAGEAU, de 14°, c'est-à-dire un peu inférieure à celle indiquée par SETCHELL, mais le *Zostera marina* vit, à Banyuls, dans des stations abritées et peu profondes, où l'eau s'échauffe vite, et la température de 15° C. était probablement atteinte ou dépassée à l'époque où j'ai observé la floraison de cette plante.

Les *Cymodocea* et les *Zostera* forment des prairies toujours immergées, assez denses; néanmoins, entre ces Phanérogames, on peut rencontrer quelques algues non fixées, reposant sur le fond ou enchevêtrées parmi les feuilles de ces plantes, ce sont surtout *Chaetomorpha Linum* et *Gracilaria dura*. D'autres algues sont épiphytes sur les rhizomes peu enterrés (*Scytosiphon Lomentaria* en particulier).

Les feuilles de *Cymodocea* et de *Zostera* portent de nombreux épiphytes, surtout bien développés au printemps. On y rencontre en particulier :

Source : MNHN, Paris

Ectocarpus irregularis, **Asperococcus scaber,*	*Scytosiphon Lomentaria.*
Erythrotrichia carnea, *Goniotrichium Alsidii,*	**Acrochaetium virgatulum* var. *luxurians,* *Ceramium tenuissimum.*

A la fin du printemps, les Mésogloiacées (*Castagnea*) sont souvent très abondantes, mêlées à de nombreuses Diatomées dont beaucoup sont coloniales.

A la fin de l'été, il ne subsiste guère que des Mélobésiées (*Melobesia farinosa* en particulier).

Assez mal représentée aux environs de Banyuls, dans quelques stations calmes et peu profondes, l'association à *Cymodocea nodosa* est largement répandue dans toute la Méditerranée; elle est, en particulier, très bien développée en Algérie, avec à peu près la même flore d'algues épiphytes qu'à Banyuls, mais elle se distingue de l'association de la côte des Albères par l'absence du *Zostera marina*, qui n'existe pas en Afrique du nord.

De plus, alors qu'à Banyuls l'association semble limitée à l'étage infralittoral supérieur, dans d'autres régions de la Méditerranée, la limite inférieure de la végétation du *Cymodocea nodosa* est beaucoup plus basse. OSTENFELD (1918, p. 6) signale cette espèce au cap de Gata (Espagne) jusqu'à 20 mètres de profondeur.

Dans l'Adriatique, LORENZ (1863, p. 225) a décrit, dans le golfe de Quarnero, un « Litoral-*Zosteretum* », et TECHET (1906), dans le golfe de Trieste, une association à *Zostera marina*, où ils ne signalent pas le *Cymodocea nodosa*.

L'association à *Cymodocea nodosa* est à comparer jusqu'à un certain point avec celle des herbiers de Zostères, qui se rencontrent dans l'Atlantique nord.

32. — Association à *Posidonia oceanica*

Cette association est, comme la précédente, caractéristique des fonds meubles de l'étage infralittoral, mais alors que l'association à *Cymodocea nodosa* est localisée sur les fonds de sable vaseux, l'association à *Posidonia oceanica* se rencontre surtout sur les sables purs et les fonds de petits graviers.

Les puissants rhizomes des *Posidonia* n'ont pas besoin d'une grande profondeur de sol meuble pour se fixer, et on peut rencontrer cette espèce sur des fonds rocheux constitués par des blocs isolés, où

Source MNHN Paris

elle se développe dans les interstices remplis de sable qui les séparent.

Cette association se rencontre à partir de 30 à 40 centimètres au-dessous du niveau jusqu'à 25 ou 30 mètres de profondeur. Dans les stations peu profondes, la plante est rabougrie, ses feuilles restent courtes, atteignant la surface de l'eau et ne mesurant parfois que 10 à 20 centimètres de long, alors qu'en profondeur elles peuvent atteindre 60 centimètres de long et même plus.

En profondeur, le *Posidonia oceanica* est relativement peu commun à Banyuls, alors que, dans d'autres régions, comme les environs de Marseille (MARION, 1883) et la côte d'Azur (OLLIVIER, 1929), il descend beaucoup plus bas, formant jusqu'au delà de 50 mètres de profondeur de vastes prairies très étendues.

La floraison et la fructification de cette espèce sont assez rares et ne se produisent pas tous les ans; je ne les ai jamais observées à Banyuls. D'après les auteurs (cf. FLAHAULT, 1908), elle fleurirait en automne, et les fruits atteindraient leur maturité au printemps suivant. J'ai récolté des fruits mûrs en mai aux environs d'Alger. Le *Posidonia* perd ses feuilles en automne, elles s'accumulent alors sur le rivage en masses souvent considérables, formant le long des plages un cordon continu pouvant atteindre 1 mètre de haut. Les nouvelles feuilles commencent à pousser au début de l'hiver.

D'après la flore des épiphytes, qui se développent sur ses feuilles et ses rhizomes, on peut distinguer deux types dans l'association à *Posidonia oceanica*, l'un s'observe dans les stations peu profondes de l'étage infralittoral supérieur, l'autre dans l'étage infralittoral inférieur, entre 15 et 25 mètres de fond.

Dans l'étage infralittoral supérieur, les épiphytes sont très abondants sur les feuilles de Posidonies, les plus fréquents et les plus caractéristiques sont les suivants :

Ulvella Setchellii,
Enteromorpha Linza,
Cladophora sp.

—

Ectocarpus confervoides,
— *irregularis*,
**Ascocyclus orbicularis*,
**Liebmannia Leveillei*,
**Castagnea mediterranea*,
* — *irregularis*,
* — *cylindrica*,
**Giraudya sphacelarioides*.

—

Acrochaetium secundatum,
— *Daviesii*,
Lithophyllum pustulatum,
— *papillosum*,
Lithophyllum macrocarpum,
Melobesia farinosa,
— *Lejolisii*.

Source MNHN Paris

En hiver, au moment où se développent les nouvelles feuilles, l'*Ascocyclus orbicularis* s'installe d'abord et recouvre rapidement les deux faces du limbe de ses thalles confluents, dont les nombreux poils forment une auréole blanchâtre autour des feuilles de Posidonies, dont la marge est bordée d'une frange rose constituée par des *Acrochaetium*. Sur le velours de l'*Ascocyclus* s'installent des Phéophycées : *Giraudya sphacelarioides* d'abord, puis des Mésogloiacées, qui atteignent leur maximum de développement à la fin du printemps (mai-juin). Enfin, pendant l'été, il ne subsiste guère que les Mélobésiées, dont les croûtes blanchâtres, plus ou moins confluentes, recouvrent presque toutes les feuilles.

Dans l'étage infralittoral inférieur, les épiphytes sont beaucoup moins abondants sur les feuilles de Posidonies. Ce sont surtout des Rhodophycées, en particulier :

Laurencia obtusa,
Spermothamnion flabellatum,
Ceramium tenuissimum,
Acrosorium uncinatum.

Sur les rhizomes, moins profondément enfouis que dans l'étage infralittoral supérieur, on rencontre :

Peyssonnelia Squamaria,
— *rubra*,
Mesophyllum lichenoides,
Botryocladia botryoides,
Gloiocladia furcata,
Microcladia glandulosa, etc...

Enfin, les rhizomes de *Posidonia oceanica* sont très fréquemment parasités par un pyrénomycète : *Amphisphaeria Posidoniae* (Durieu et Montagne) Cesati et de Notaris.

L'association à *Posidonia oceanica* est très répandue dans toute la Méditerranée, dont elle constitue une des associations les plus caractéristiques. Elle fait défaut dans la mer Noire.

Source MNHN Paris

CHAPITRE XIV

LA SUPERPOSITION DES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES DANS L'ÉTAGE LITTORAL ET L'ÉTAGE SUPRALITTORAL

(Etude de quelques profils)

Dans le précédent chapitre, les diverses associations végétales marines ont été envisagées successivement, indépendamment les unes des autres. Parmi celles qui ont été distinguées dans l'étage littoral et l'étage supralittoral, il en est beaucoup qui se rencontrent superposées les unes aux autres, en formant des ceintures distinctes. Mais leur mode de superposition est variable selon les stations, et il est exceptionnel qu'elles puissent être toutes représentées en un même point. Le niveau qu'elles occupent par rapport au niveau de la mer est également assez variable.

Dans ce chapitre, nous allons étudier la manière dont ces associations se succèdent en hauteur dans une même localité, selon les conditions physiques, agitation de l'eau et inclinaison des rochers en particulier.

Cette étude portera surtout sur les associations de l'étage littoral et de l'étage supralittoral, qui sont les plus intéressantes à étudier à ce point de vue, les associations de l'étage infralittoral étant moins intimement liées à un niveau déterminé en rapport avec l'agitation de l'eau et l'inclinaison des rochers.

Nous allons passer en revue successivement divers profils relevés dans différentes localités des environs de Banyuls, et qui montrent bien l'influence de l'agitation de l'eau et de l'inclinaison des rochers sur le groupement des associations végétales de l'étage littoral et supralittoral (1).

---

(1) Toutes les mesures de hauteurs indiquées dans ce chapitre se rapportent au niveau moyen. Ainsi que je l'ai indiqué précédemment, j'ai adopté, pour le fixer, le niveau marqué par la limite supérieure de l'association à *Cystoseira mediterranea* sur les rochers battus. Dans les figures ci-jointes, le niveau de l'eau indiqué est celui atteint au moment de l'observation, il ne coïncide pas toujours avec le niveau moyen (fig. 20, en particulier).

Source MNHN Paris

PROFIL I (Fig. 16)

CAP L'ABEILLE (10 juillet 1933)

Rocher isolé à l'extrémité du cap, côté du large.

Mode très battu, rochers presque verticaux et en surplomb.

De 110 cm. à 50 cm. . Association à *Rissoella verruculosa.*
De 50 cm. à 0 cm. . Association à *Tenarea tortuosa.*
Au-dessous de 0 cm. . . . Association à *Gymnogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervosa.*

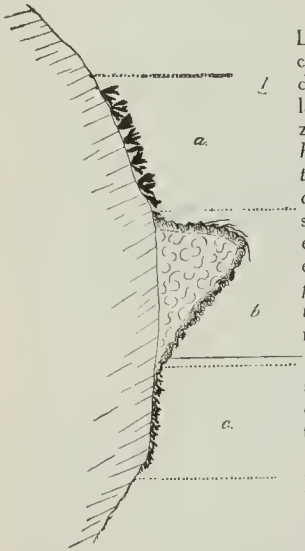


Fig. 16. — Profil I : *a*, Association à *Rissoella verruculosa; b*, Trottoir à *Tenarea tortuosa; c*, Association à *Gymnogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervosa*. Echelle 1/20e.

Type de station très battue. L'association à *Tenarea tortuosa* constitue un trottoir extrêmement développé, atteignant 35 c/m. de large. Sur sa face supérieure horizontale on rencontre : *Nemalion helminthoides*, *Ceramium robustum*, *Chaetomorpha capillaris* f. *crispa*. Sur la face inférieure (en surplomb du trottoir, le *Tenarea* est remplacé, en partie, par des espèces plus sciaphiles : *Lithophyllum incrustans* et *L. dentatum*, mêlées à de nombreuses moules.

Au-dessous du niveau s'observe, dans la partie en surplomb ombragée par le trottoir, l'association à *Gymnogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervosa*, caractéristique des stations battues et ombragées de l'étage infralittoral inférieur. Plus bas, l'éclairement devient trop faible pour les algues et l'on ne rencontre plus, sur la roche, qu'un épais revêtement d'animaux fixés (Spongiaires, Hydraires, Bryozoaires).

Au-dessus du trottoir à *Tenarea*, l'association à *Rissoella verruculosa* est bien développée sur une hauteur de 50 c/m. Au-dessus, la roche est nue.

Source MNHN Paris

Un trottoir à *Tenarea tortuosa*, comparable par son développement à celui étudié ici, est figuré Pl. IV (photo 7).

PROFIL II (Fig. 17)

Anse du Troc (janvier 1931)

Station modérément battue, rochers verticaux.

De 60 cm. à 26 cm..	Association à *Verrucaria symbalana.*
De 26 cm. à 15 cm..	Association à *Rissoella verruculosa.*
De 15 cm. à 0 cm..	Association à *Tenarea tortuosa.*
Au-dessous de 0 cm..	Association à *Gymnogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervasa.*

La forme de la côte est ici comparable à celle du profil précédent. L'existence d'un surplomb permet à l'association à *Gymnogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervosa* de s'installer. On y observe en particulier les espèces suivantes : *Gymnogongrus nicaeensis, Phyllophora nervosa, Peyssonnelia squamaria, Botryocladia botryoides, Hypoglossum Woodwardii, Plocamium coccineum*, etc.

Au niveau, le *Tenarea tortuosa* forme un trottoir très net, mais beaucoup moins développé que celui du profil précédent, la station étant moins battue. Au-dessus, l'association à *Rissoella verruculosa* est également moins développée et remonte moins haut. Au-dessus d'elle, l'association à *Verrucaria symbalana*, caractéristique des stations un peu abritées, est bien représentée.

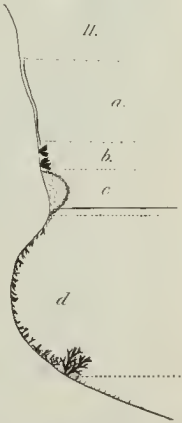


Fig. 17. — Profil II : *a*, Association à *Verrucaria symbalana*; *b*, Association à *Rissoella verruculosa*; *c*, Trottoir à *Tenarea tortuosa*; *d*, Association à *Gymnogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervosa*. Echelle : 1/20e.

Ces deux profils montrent bien l'aspect de la végétation sur les rochers verticaux ou en surplomb, où le nombre des ceintures est réduit. On peut noter en particulier l'absence des associations à *Nemoderma tingitanum* et à *Ralfsia verrucosa*, qui caractérisent les rochers horizontaux ou un peu inclinés. Par contre, le trottoir à *Tenarea tortuosa* est bien développé.

Source MNHN Paris

PROFIL III

Cap du Troc (19 janvier 1932)

Rochers presque verticaux, très battus. Mesures prises dans une partie en retrait.

De 150 cm. à 85 cm..	Association à *Brachytrichia-Entophysalis.*
De 85 cm. à 55 cm..	Association à *Rissoella verruculosa.*
De 55 cm. à 25 cm..	Association à *Tenarea tortuosa.*
De 25 cm. à 0 cm..	Association à *Corallina mediterranea* avec *Polysiphonia fruticulosa, Ceramium barbatum, Bryopsis muscosa.*
Au-dessous de 0 cm..	Association à *Cystoseira mediterranea.*

Il s'agit également ici de rochers très inclinés, presque verticaux, mais où les parties immergées ne sont pas en surplomb, ce qui a permis aux associations à *Corallina mediterranea* et à *Cystoseira mediterranea* de s'établir.

Dans l'étage littoral, les mesures ont été effectuées dans une anfractuosité un peu en retrait, où l'eau s'engouffre, de telle sorte que les niveaux indiqués pour les limites supérieures des associations sont très élevés et supérieurs à la moyenne.

Ces hauteurs ne sont d'ailleurs pas des maxima, puisque l'association à *Rissoella verruculosa* peut, dans certains cas, atteindre 2 m. au-dessus du niveau moyen.

PROFIL IV

Cap l'Abeille (21 août 1931)

Rochers moyennement inclinés, mode battu.

De 40 cm. à 20 cm..	Association à *Brachytrichia-Entophysalis.*
De 20 cm. à 10 cm..	Association à *Rissoella verruculosa.*
De 10 cm. à 0 cm..	Association à *Nemoderma tingitanum.*
Au-dessous de 0 cm...	Association à *Cystoseira mediterranea.*

PROFIL V (Fig. 18)

Cap du Troc (19 janvier 1932)

Rochers assez inclinés, mode battu.

De 55 cm. à 20 cm..	Association à *Brachytrichia-Entophysalis.*
De 20 cm. à 13 cm..	Association à *Rissoella verruculosa.*
De 13 cm. à 0 cm..	Association à *Nemoderma tingitanum.*
Au-dessous de 0 cm...	Association à *Cystoseira mediterranea.*

Source MNHN Paris

Ces deux profils, très comparables, observés l'un en été, l'autre en hiver, montrent la disposition des différentes ceintures d'algues littorales sur les rochers modérément battus et assez inclinés. Dans les deux cas, l'inclinaison est assez faible pour que l'association à *Nemoderma tingitanum* puisse s'installer. Mais l'agitation de l'eau n'est pas assez grande pour permettre l'existence d'un trottoir à *Tenarea*.

Profil V : *a*, *Rivularia atra*; *b*, Association à *Brachytrichia Balani* et *Entophysalis granulosa* (Chtamales); *c*, Association à *Rissoella verruculosa*; *d*, Association à *Nemoderma tingitanum*; *e*, Association à *Cystoseira mediterranea*. Echelle : 1/20°.

Fig. 18.

PROFIL VI (Fig. 19)

Cap Béar, flanc N. (6 septembre 1932)

Rochers très peu inclinés, ombragés, mode battu.

De 25 cm. à 18 cm. .	Association à *Rissoella verruculosa*.
De 18 cm. à 11 cm. .	Association à *Ralfsia verrucosa*.
De 11 cm. à 5 cm. .	Association à *Nemoderma tingitanum*.
De 5 cm. à —8 cm. .	Ceinture de *Bryopsis Balbisiana*.
Au-dessous de —8 cm. .	Association à *Corallina mediterranea*.

Ce profil donne une bonne idée de la végétation estivale des rochers plats modérément battus. L'association à *Cystoseira mediterranea* fait défaut, comme sur toute la face nord du cap Béar, peut-être à cause de l'éclairement trop faible dû à l'exposition nord. L'association à *Corallina mediterranea* est, par contre, bien développée au niveau de l'eau, le *Bryopsis Balbisiana* forme une ceinture caractéristique, qui ne s'observe qu'en été. L'association à *Nemoderma tingi-*

Source MNHN Paris

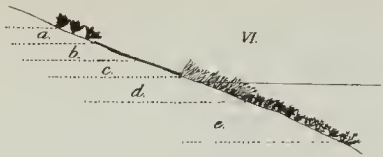


Fig. 19. — Profil VI : *a*. Association à *Rissoella verruculosa*; *b*. Association à *Ralfsia verrucosa*; *c*. Association à *Nemoderma tingitanum*; *d*. Ceinture de *Bryopsis Balbisiana*; *e*. Association à *Corallina mediterranea*. Echelle: 1/20°.

tanum et celle à *Ralfsia verrucosa* sont bien représentées. La ceinture de *Rissoella verruculosa*, située à un niveau assez élevé, est moins bien développée par suite de l'éclairement peu intense et de l'agitation trop faible.

PROFILS VII ET VIII

CAP L'ABEILLE (10 juillet 1933)

Station modérément battue. Deux profils observés au voisinage l'un de l'autre. Profil VII : rochers à pente assez forte. Profil VIII : rochers presque horizontaux.

PROF. VII			PROF. VIII.
Manque	Association à	*Brachytrichio-Entophysalis.*	Au-dessus de 25 cm.
De 26 cm. à 12 cm.	—	*Rissoella verruculosa.*	De 25 cm. à 20 cm.
De 12 cm. à 7 cm.	—	*Ralfsia verrucosa.*	De 20 cm. à 11 cm.
De 7 cm. à 3 cm.	—	*Nemoderma tingitanum.*	De 11 cm. à 4 cm.
De 3 cm. à 0 cm.	—	*Corallina mediterranea.*	De 4 cm. à 0 cm.
Au-dessous de 0 cm.	—	*Cystoseira mediterranea.*	Au-dessous de 0 cm.

Ces deux profils, observés au voisinage l'un de l'autre, mais dont l'un (Profil VII) se rapporte à des rochers très inclinés (plus de 45°), alors que l'autre (Profil VIII) se rapporte à des rochers presque horizontaux, toutes les autres conditions étant identiques, montrent bien l'influence de l'inclinaison de la roche sur le développement des associations. Sur les rochers peu inclinés, les associations occupent une surface beaucoup plus large que dans le cas de rochers très en pente.

Un autre exemple de l'influence de l'inclinaison des rochers est fourni par les deux îlots figurés planche III (photos 5 et 6). Le rocher figuré dans la photo 5 présente des bords très inclinés, presque verticaux par endroits. Le *Tenarea tortuosa* constitue un trottoir très développé, tandis que l'association à *Rissoella verruculosa* ne forme qu'une ceinture très étroite, interrompue par endroits. La partie gauche de la photographie est tournée vers le large, elle est donc plus battue que le reste de l'îlot, aussi, à cet endroit, le trottoir de *Tenarea tor-*

Source MNHN Paris

tuosa et la ceinture de *Rissoella* atteignent-ils une hauteur plus élevée au-dessus du niveau que le reste de l'îlot.

La photo 6 représente un îlot plat, à bords peu inclinés; l'association à *Tenarea tortuosa* y est très mal représentée; par contre, la ceinture de *Rissoella verruculosa* présente un grand développement, s'étalant en largeur sur la surface peu inclinée des rochers.

Les deux profils suivants mettent en évidence l'influence du mode plus ou moins battu de la station sur la répartition des associations.

Il s'agit des profils observés sur les deux faces opposées d'un rocher isolé, allongé perpendiculairement à la côte et où l'inclinaison des deux faces est à peu près la même.

PROFILS IX ET X (Fig. 20)

Cap du Troc (avril 1933)

Rocher isolé, allongé perpendiculairement à la côte; mode battu. Profil IX. Côté du large (exposé). Profil X. Côté de la terre (abrité).

Prof. IX		Prof. X
Manque	Association à *Verrucaria symbalana.*	De 150 cm. à 65 cm.
De 130 cm. à 45 cm.	— *Brachytrichia. Entophysalis.* (*Chtamalus stellatus*).	De 65 cm. à 25 cm.
Manque	*Scytosiphon Lomentaria* et *Porphyra leucosticta.*	De 25 cm. à 15 cm.
De 45 cm. à 20 cm.	Association à *Rissoella verruculosa.*	De 15 cm. à 8 cm.
De 20 cm. à 0 cm.	— *Tenarea tortuosa.*	Manque
Manque	— *Nemoderma tingitanum.*	De 8 cm. à 2 cm.
Manque	— *Corallina mediterranea.*	De 2 cm. à — 10 cm.
Au-dessous de 0 cm.	— *Cystoseira mediterranea.*	Au-dessous de 10 cm.

Sur la face exposée au large (Profil X), la roche au-dessous du niveau moyen est couverte d'une puissante végétation de *Cystoseira mediterranea*, à l'ombre duquel se développent diverses Floridées : *Lithophyllum incrustans*, *Jania rubens*, *Laurencia pinnatifida*, *Polysiphonia fruticulosa*, etc... Au-dessus, l'association à *Tenarea tortuosa* est bien développée, mais l'inclinaison de la roche ne permet pas la constitution d'un trottoir en console bien caractérisé; les individus de *Tenarea* forment des boules hémisphériques isolées, entre lesquelles s'étend en couche mince le *Lithophyllum incrustans*, ainsi que le *Ralfsia verrucosa.*

Sur le *Tenarea* s'observent les deux épiphytes les plus caractéristiques de l'association : le *Bryopsis muscosa*, formant des touffes spongieuses raides, et le *Chaetomorpha capillaris* f. *crispa*, aux filaments spiralés et enchevêtrés. Au-dessus, la ceinture de *Rissoella verruculosa* est bien représentée. Au-dessus d'elle, la roche est couverte de *Chtamalus stellatus* portant la végétation de Cyanophycées caracté-

Source MNHN Paris

Fig. 20. — Profils IX et X : *a*, Cuvettes à *Polysiphonia setularioides*; *b*. Association à *Verrucaria symbalana*; *c*. Association à *Brachytrichia* - *Entophysalis* (Chlamales); *d*. Association à *Porphyra leucosticta* et *Scytosiphon Lomentaria*; *e*. Association à *Rissoella verruculosa*; *f*. Association à *Tenarea tortuosa* (avec *Bryopsis muscosa*); *g*. Association à *Nemoderma tingitanum*; *h*. Association à *Cordlina mediterranea*; *i*. Association à *Cystoseira mediterranea* (mal caractérisée); *j*. Association à *Cystoseira mediterranea* (très caractéristique). Echelle : 1/20.

Source : MNHN, Paris

ristique de l'association à *Brachytrichia Balani* et *Entophysalis granulosa.*

Enfin, les petites cuvettes, remplies par les embruns et situées au sommet du rocher, à 1 m. 40 environ au-dessus du niveau moyen, sont peuplées de quelques individus rabougris de *Polysiphonia sertularioides.*

Sur la face abritée, tournée vers le rivage (Profil X), l'association à *Cystoseira mediterranea* est beaucoup moins bien caractérisée que de l'autre côté; le *Cystoseira mediterranea* y est rare, et on y rencontre le *Cystoseira abrotanifolia*, indice d'un milieu plus abrité. Associées à ces deux espèces se rencontrent diverses Corallinacées : *Amphiroa rigida*, *Jania rubens*, *Corallina mediterranea.* Cette dernière espèce formant au-dessus du niveau une ceinture continue. Au-dessus, le *Nemoderma tingitanum*, qui faisait défaut sur la face exposée, est bien représenté, occupant une hauteur verticale de 5 cm. environ. La ceinture de *Rissoella verruculosa* est par contre très réduite, représentée par quelques individus de petite taille. Au-dessus d'elle, la roche est couverte par des *Scytosiphon Lomentaria* et des *Porphyra leucosticta*, auxquels succèdent vers le haut des Chtamales (avec l'association à *Brachytrichia-Entophysalis*), beaucoup moins abondants que sur la face exposée et remontant beaucoup moins haut. A partir de 65 cm. au-dessus du niveau, la roche est couverte par l'enduit noir, mince et continu du *Verrucaria symbalana*, qui recouvre tout le sommet du rocher.

On pourrait multiplier à l'infini ces exemples montrant combien la succession des associations est variable selon les conditions locales d'agitation de l'eau et d'inclinaison des rochers.

En ce qui concerne l'agitation de l'eau (modes plus ou moins battus ou abrités), on peut résumer, dans le tableau suivant (Tableau X), l'ordre de succession des principales associations des étages supralittoral, littoral et infralittoral supérieur en fonction de ce facteur.

Les associations sont disposées, selon leur ordre de succession, de haut en bas. Les associations réunies par une accolade sont celles qui occupent le même niveau et qui se remplacent l'une l'autre le long d'un même niveau horizontal, selon le mode plus ou moins battu de la station.

Source MNHN Paris

TABLEAU X

RÉPARTITION DES DIFFÉRENTES ASSOCIATIONS EN FONCTION DU MODE

ASSOCIATIONS	MODES				ÉTAGES
	Tres battu	Battu	Abrité	Tres abrité	
Verrucaria symbalana		+	+	+	Supra-littoral
Hildenbrandia prototypus		+	+		
Brachytrichia - Entophysalis	+	+	+		Littoral
Bangia - Ulothrix	+	+			
Porphyra leucosticta	+	+	+	+	
Rissoella verruculosa	+	+			
Tenarea tortuosa	+	+			
Ralfsia verrucosa		+	+		
Nemoderma tingitanum		+	+		
Corallina mediterranea		+	+	+	
Cystoseira mediterranea	+	+			Infra-littoral superieur
Cystoseira elegans			+		
Dictyopteris - Phyllaria		+	+		
Padina - Cladostephus			+	+	

Source MNHN Paris

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE : LA FLORE

Dans les deux premières parties de ce travail, j'ai envisagé successivement le milieu marin, puis la végétation marine de la côte des Albères. Dans cette troisième partie, j'examinerai la flore algale des environs de Banyuls, dans sa composition et ses relations avec d'autres régions de la Méditerranée, puis, dans un autre chapitre, j'essayerai de déterminer l'origine et la composition de la flore algale de la Méditerranée dans son ensemble.

CHAPITRE XV

LA FLORE DES ALGUES MARINES DE LA COTE DES ALBÈRES

La flore algale des environs de Banyuls avait été très peu étudiée jusqu'ici, et mes recherches m'ont permis de récolter de nombreuses espèces, non seulement nouvelles pour les côtes françaises ou même pour la Méditerranée tout entière, mais encore pour la science.

La flore des algues marines de la côte des Albères, d'Argèles à Cerbère, comprend 496 espèces et 46 variétés ou formes. Je les ai presque toutes observées moi-même ; il n'y en a guère qu'une quinzaine que je n'ai pas récoltées personnellement, et qui m'ont été indiquées ici d'après divers auteurs (SAUVAGEAU, P. DANGEARD, SCHIFFNER, etc., etc...).

Parmi les espèces que j'ai récoltées, 47 n'avaient pas encore été signalées dans la Méditerranée, et 23 d'entre elles sont nouvelles pour la science. Ces espèces nouvelles se décomposent en 6 Cyanophycées (décrites par M. l'Abbé P. FRÉMY), 3 Chlorophycées, 5 Phéophycées et 9 Rhodophycées, dont la plupart ont déjà été signalées dans une note préliminaire (FELDMANN, 1935).

Source MNHN Paris

Dans la liste suivante, les espèces nouvelles pour la Méditerranée sont précédées d'un astérisque. Celles nouvelles pour la science sont imprimées en **caractères gras**, ainsi que les variétés et les formes nouvelles.

J'ai cru inutile de signaler particulièrement les très nombreuses espèces méditerranéennes, qui n'avaient pas encore été signalées sur les côtes françaises. L'homogénéité de la flore méditerranéenne rendait la présence de la plupart d'entre elles, sur les côtes de France, très probable. Leur découverte, si elle apporte une contribution importante à la liste des algues de France, n'augmente guère nos connaissances sur leur répartition géographique générale, la plupart d'entre elles étant déjà connues sur les côtes d'Italie ou des Baléares.

LISTE DES ALGUES MARINES DE LA COTE DES ALBÈRES

CYANOPHYCÉES

Chroococcales

Chroococcacées

Merismopedia glauca (Ehrenb.) Näg. f. *mediterranea* (Näg.) Collins
Aphanocapsa Raspaigellae (Hauck.) Frémy
Aphanocapsa **Feldmanni** Frémy
— *marina* Hansg.
— *litoralis* Hansg.
Gomphosphaeria aponina Kütz.
Gloeocapsa deusta (Menegh.) Kütz.
Gloeocapsa crepidinum Thuret

Enthophysalidacées

Placoma vesiculosa Schousb.
Entophysalis granulosa Kütz.

Chamaesiphonales

Pleurocapsacées

**Pleurocapsa amethystea* R. Rosenv.
**Pleurocapsa crepidinum* Collins
Xenococcus Schousboei Thuret
**Xenococcus acervatus* Born. et Flah.

Source MNHN Paris

Dermocarpacées

Dermocarpa minima Geitler
* — *sphaerica* Setch. et Gard.
Dermocarpa Leibleiniae (Reinsch) Born. et Thur.

Harmoganéales

Oscillatoriacées

Microcoleus tenerrimus Gom.
— ***Wuitneri*** Frémy
— ***Codii*** Frémy
— ***Vauki*** Frémy
Hydrocoleum lyngbyaceum Kütz.
— *glutinosum* Gom.
— — f^a ***purpurea*** Frémy
— *coccineum* Gomont
Symploca hydnoides Kütz.
Phormidium (?) *Spongeliae* (Schulze) Gom.
Phormidium fragile Gom.
— ***Feldmanni*** Frémy
**Plectonema Battersii* Gom.
— *terebrans* Born. et Flah.
Lyngbya Agardhii Gom.
— *gracilis* Rabenh.
— *sordida* Gom.
— — f^a *Bostrychicola* Gom.
— — f^a ***maxima*** Frémy
Lyngbya aestuarii Liebm.
— *majuscula* Harv.
— *confervoides* C. Ag.
— *lutea* Gom.
— ***infixa*** Frémy
Trichodesmium erythraeum Ehrenb.
Trichodesmium Thiebautii Gom.
Oscillatoria miniata (Zanard.) Hauck
Oscillatoria margaritifera Kütz.
— *nigro-viridis* Twaites
— *Corallinae* (Kütz.) Gom.
— *simplicissima* Gom.
— *amphibia* C. Ag.
— *Cortiana* Menegh.
— ***phycaphytica*** Frémy

Source MNHN Paris

Spirulina miniata Hauck
— *subtilissima* Kütz.
— *tenerrima* Kütz.
— *subsalsa* Oersted

Rivulariacées

**Amphithrix violacea* (Kütz.) Born. et Flah.
Calothrix parasitica (Chauvin) Thuret
— *aeruginea* Thur.
— *confervicola* (Roth.) C. Ag.
— *Contarenii* (Zanard.) Born. et Flah.
— *crustacea* Thur.
— *prolifera* Flah.
Isactis plana (Harv.) Thur.
Rivularia Biasolettiana Menegh.
— *atra* Roth var. *hemisphaerica* (Kütz.) Born. et Flah.
— *atra* Roth var. *confluens* (Kütz.) Born. et Flah.
— *nitida* C. Ag.
— *mesenterica* Thur.
— *polyotis* (J.Ag.) Born.

Nostocacées

**Nostoc entophytum* Born. et Flah.

Stigonématacées

Mastigocoleus testarum Lagerh.

CHLOROPHYCÉES

Volvocales

Volvocacées

Chlamydomonas sp.
Brachiomonas submarina Bohlin
Carteria sp.
Platymonas tetrathele West.
Stephanoptera gracilis (Artari) Smith

Palmellacées

Palmophyllum crassum (Nacc.) Rabenh. var. *typicum* Feldm.
— — — var. *orbiculare* (Born.) Feldm.

Source MNHN Paris

Chlorococcales

Chloroccacées

Chlorochytrium Cohnii Wright

Ulotrichales

Ulotrichacées

Ulothrix flacca (Dillw.) Thur.
* — *pseudoflacca* Wille
— *subflaccida* Wille

Chaetophorales

Chaetophoracées

Phaeophila dendroides (Crouan) Batt.
Ectochaete leptochaete (Huber) Wille
Gomontia polyrhiza (Lagerh.) Born. et Flah.
Tellamia contorta Batters
Endoderma viride (Reinke) Lagerh.
Endoderma ***majus*** Feldm.
Didymosporangium repens Lambert
**Ulvella lens* Crouan
* — *Setchellii* P. Dang.
Pringsheimiella scutata (Reinke) Schm. et Pet.
Pringsheimiella ***conchyliophila*** Feldm.
Pseudopringsheimia confluens (Rosenv.) Wille
Blastophysa rhizopus Reinke

Ulvales

Ulvacées

Enteromorpha micrococca Kütz.
— *intestinalis* (L.) Link.
— *compressa* (L.) Grev.
— *flexuosa* (Wulf.) J. Ag.
— *Linza* (L.) Ag.
— *ramulosa* Hook.
— *clathrata* (Roth) J. Ag.
Ulva Lactuca L.
— — f. *lacinulata* (Kützing) Hauck
— *Lactuca* f. *myriotrema* (Desm.) Le Jolis
— *rigida* C. Ag.
— *rigida* f. *densa* (Kjellm.) Feldm.

Source MNHN Paris

Siphonocladales

Valoniacées

Valonia utricularis (Roth.) C. Ag.
— *macrophysa* Kütz.

Siphonocladacées

Siphonocladus pusillus (Kütz.) Hauck

Cladophoracées

Cladophora pellucida (Huds.) Kütz.
— *prolifera* (Roth.) Kütz.
— *catenata* (Ag.) Hauck
— *Hutchinsiae* (Dillw.) Kütz. f. *genuina* Hamel
— *Hutchinsiae* (Dillw.) Kütz. f. *distans* Kütz.
— *utriculosa* Kütz.
— *utriculosa* Kütz. f. *lutescens* (Kütz.) Hamel
— *ramulosa* Menegh.
— *dalmatica* Kütz.
* — *sericea* (Huds.) Kütz.
— *Ruchingeri* Kütz.
— *crystallina* Roth.) Kütz.
— *Rudolphiana* (C. Ag.) Harv.
— *expansa* (Mert.) Kütz.
— *hamosa* Kütz.
— *hamosa* Kütz. f. *refracta* (Kütz.) Hamel
— *albida* (Huds.) Kütz.
— *albida* (Huds.) var. *refracta* Thur.
— *repens* (J. Ag.) Kütz. f. *typica* Hamel
— *coelothrix* Kütz.
Chaetomorpha aera (Dillw.) Kütz.
— *Linum* (Muell.) Kütz.
— *capillaris* (Kütz.) Børgs. var. ***typica*** Feldm.
— *capillaris* (Kütz.) Børgs. var. ***crispa*** (Schousboe) [Feldm.
— *gracilis* Kütz.
— ***Adriani*** Feldm.
Rhizoclonium Kochianum Kütz.
— *Kerneri* Stockm.

Dasycladales

Dasycladacées

Acetabularia mediterranea Lamour

Source MNHN Paris

Siphonales

Halicystidacées

Halicystis parvula Schmitz
— — var. ***stipitata*** Feldm.

Bryopsidacées

**Bryopsis plumosa* (Huds.) C. Ag.
* — *pennata* Lamour.
— *adriatica* (J. Ag.) Menegh.
— *cupressoides* Kütz.
— *Balbisiana* Lamour.
— *corymbosa* J. Ag.
— *monoica* Berthold
— *hypnoides* Lamour.
— *muscosa* Lamour.
Pseudobryopsis myura (J. Ag.) Berthold

Derbesiacées

Derbesia Lamourouxii Solier
— *tenuissima* (De Not.) Crouan

Codiacées

Pseudochlorodesmis furcellata (Zanard.) Børgs.
Udotea petiolata (Turra) Børgs.
Halimeda Tuna (Ell. et Sol.) Lamour. f. *typica* Barton
— — — f. *platydisca* (Decsne.) Barton
Codium difforme Kütz.
— *Bursa* (L.) C. Ag.
— *dichotomum* (Huds.) Setchell

Phyllosiphonacées

Ostreobium Quekettii Born. et Flah.

PHÉOPHYCÉES

Ectocarpales

Ectocarpacées

Ectocarpus siliculosus (Dillw.) Lyngb.
— *confervoides* (Roth.) Le Jolis

Source MNHN Paris

Ectocarpus fasciculatus Harv.
* — *Mitchellae* Harv.
— *granulosus* C. Ag.
* — *Lebelii* (Aresch.) Crouan
— *paradoxus* Mont.
— *irregularis* Kütz.
— *Battersii* Born. var. *mediterranea* Sauv.
— *Valiantei* Bornet
— (?) *criniger* Kuck.
Streblonema sphaericum Derb. et Sol.
Streblonemopsis irritans Valiante

Acinétosporacées

Acinetospora Vidovichii (Menegh.) Sauv.

Myrionématacées

Myrionema strangulans Grev.
Ascocyclus orbicularis (J. Ag.) Magnus
— ***conchicola*** Feldm.
Compsonema (?) Liagorae Feldm.

Nemodermatacées

Nemoderma tingitanum Schousboe

Ralfsiacées

Ralfsia verrucosa (Aresch.) J. Ag.
Mesospora mediterranea Feldm.
Lithoderma adriaticum Hauck

Chordariales

Elachistacées

Elachista intermedia Crouan

Corynophleacées

**Myriactula stellulata* (Griffiths) Feldm.
— *Rivulariae* (Suhr) Feldm.
Corynophloea umbellata (Ag.) Kütz.
— ***Hamelii*** Feldm.

Source MNHN Paris

Leathesia mucosa Feldm.
— — var. ***condensata*** Feldm.
Cylindrocarpus microscopicus Crouan
**Strepsithalia Liagorae* Sauv.

Mesogloiacées

Liebmannia Leveillei J. Ag.
Castagnea mediterranea (Kütz.) Hauck
— *irregularis* Sauv.
— *cylindrica* Sauv.

Spermatochnacées

Spermatochnus paradoxus (Roth.) Kütz.
Nemacystus ramulosus Derb. et Sol.
Stilophora rhizodes (Erhrt.) J. Ag.

Punctariales

Giraudyacées

Giraudya sphacelarioides Derb. et Sol.

Scytosiphonacées

Scystosiphon Lomentaria (Lyngb.) Endl.
Petalonia Fascia (Muell.) O. Kuntze
Colpomenia sinuosa (Mert.) Derb. et Sol.

Stictyosiphonacées

Stictyosiphon adriaticus Kütz.
* — *soriferus* (Reinke) Rosenv.

Punctariacées

Punctaria latifolia Grev.

Asperococcacées

Asperococcus scaber Kuck.
— *bullosus* Lamour.
— — f^a ***profondus*** Feldm.
— *compressus* Griffiths

Striariacées

Myriotrichia adriatica Hauck

Source MNHN Paris

Sphacélariales

Sphacélariacées

Sphacelaria Plumula Zanard.
— *tribuloides* Menegh.
— *hystrix* Suhr
— *cirrosa* (Roth.) C. Ag.
Halopteris filicina (Gratel.) Kütz.
Halopteris scoparia (L.) Sauv.
Cladostephus verticillatus (Lightfoot) Lyngb.

Sporochnales

Sporochnacées

Sporochnus pedunculatus (Huds.) C. Ag.
Carpomitra costata (Stackh.) Batt. var. *mediterranea* Feldm.
Neria filiformis (J. Ag.) Zanard.

Desmarestiales

Arthrocladiacées

Arthrocladia villosa (Huds.) Duby f^a^ *australis* (Kütz.) Hauck

Laminariales

Phyllariacées

Phyllaria reniformis (Lamour.) Rostaf.

Cutlériales

Cutlériacées

Zanardinia prototypus Nardo
Cutleria multifida (Smith) Grev.
— *monoica* Ollivier
— *adspersa* (Roth.) De Not.
Aglaozonia parvula (Grev.) Zanard.
Aglaozonia chilosa Falk.
— *melanoidea* (Schousb.) Sauv.

Dictyotales

Dictyotacées

Taonia atomaria J. Ag.
Padina pavonia Gaillon
Dictyopteris membranacea (Stackh.) Batt.
Dictyota dichotoma (Huds.) Lamour.

Source MNHN Paris

Dictyota dichotoma var. *implexa* (Lamour.)
— *linearis* (Ag.) Grev.
Dilophus Fasciola (Roth.) Howe
— — var. *repens* (J. Ag.) Feldm.
— *ligulatus* (Kütz.) Feldm.

Fucales

Sargassacées

Sargassum vulgare C. Ag. var. *megalophyllum* (Mont.) Grun.
— *linifolium* (Turn.) Ag.
— *salicfolium* J. Ag. f. *diversifolia* (Bory) Grunow
— *Hornschuchii* C. Ag.
Cystoseira barbata J. Agardh
— *mediterranea* Sauvageau
— *selaginoides* Valiante non alior.
— *elegans* Sauvageau
— *spinosa* Sauvageau
— *opuntioides* Bory
— *caespitosa* Sauvageau
— *crinita* Bory
— *discors* C. Agardh
— *abrotanifolia* C. Ag.

RHODOPHYCÉES

Bangiales

Bangiacées

Bangia fusco-purpurea (Dillw.) Lyngb.
Porphyra leucosticta Thuret
— *umbilicalis* (L.) J. Ag.
— *linearis* Grev.
Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Ag.
Erythrotrichia investiens (Zanard.) Born.
Erythrotrichia reflexa (Crouan) Thur.
Erythrotrichia discigera Berthold
— *obscura* Berthold
* — *cilaris* (Carm.) Batters
Erythrocladia subintegra Rosenv.
Goniotrichum Alsidii (Zanard.) Howe
Goniotrichum Cornu-Cervi (Reinsch) Hauck
Asterocytis ornata (C. Ag.) Hamel

Source MNHN Paris

Némalionales

Chantransiacées

Acrochaetium microscopicum Näg.
— *trifilum* (Buff.) Batt.
— *moniliforme* (Rosenv.) Børgs.
— ***Duboscqii*** Feldm.
— *Nemalionis* (De Not.) Bornet
— *virgatulum* (Harv.) J. Ag.
— *secundatum* (Lyngb.) Näg.
— *Daviesii* (Dillw.) Näg.
— *Savianum* (Menegh.) Näg.
Rhodochorton membranaceum Magnus
— *Hauckii* (Schiffn.) Hamel
— *velutinum* (Hauck) Hamel

Helminthocladiacées

Nemalion helminthoides (Velley) Batt.
Liagora viscida (Forssk.) C. Ag.
— *distenta* (Mert.) C. Ag.
— *tetrasporifera* Børgs.

Chaetangiacées

Scinaia furcellata (Turn.) Biv.
* — *complanata* (Collins) Cotton var. *intermedia* Børgs.

Bonnemaisoniacées

Bonnemaisonia asparagoides (Woodw.) C. Ag.
— *clavata* (Schousb.) Hamel
Asparagopsis armata Harv.

Gélidiales

Gélidiacées

Gelidiella lubrica (Kütz.) Feldm. et Hamel
**Gelidium melanoideum* (Schousb.) Bornet var. *gracile* Feldm. et Hamel
— *pusillum* (Stackh.) Le Jolis var. *pulvinatum* (Ag.) Feldm.
— *spathulatum* (Kütz.) Bornet
— *crinale* (Turn.) Lamour.
— *pulchellum* (Turn.) Kütz.
— *latifolium* (Grev.) Thur. et Born. var. *typicum* Feldm. et Hamel
— — var. *hystrix* Feldm. et Hamel

Source MNHN Paris

Pterocladia capillacea (Gmel.) Born. et Thur.

—

Wurdemannia miniata (Drap.) Feldm. et Hamel

Cryptonémiales

Dumontiacées

Dudresnaya verticillata (Wither) Le Jolis
Acrosymphyton purpuriferum (J. Ag.) Sjöstedt

Rhizophyllidacées

Rhizophyllis Squamariae (Menegh.) Kütz.
— ***Codii*** Feldm.

Squamariacées

Peyssonnelia Squamaria (Gmel) Decsne.
— *rubra* (Grev.) J. Ag.
— *atropurpurea* Crouan
* — *Harveyana* Crouan in J. Ag.
— *polymorpha* (Zanard.) Schm.
Cruoriella Dubyi (Crouan) Schm.
Cruoriopsis cruciata Dufour
* — *Rosenvingii* Børgs.
Ethelia Van Bosseae Feldm.

Hildenbrandiacées

Hildenbrandia prototypus Nardo

Corallinacées

Choreonema Thureti (Born.) Schm.
Epilithon membranaceum (Esp.) Heydr.
Lithothamnium Philippii Fosl.
— *Lenormandi* (Aresch.) Fosl.
— *Sonderi* Hauck
— *tenuissimum* Fosl.
— *subtenellum* (Fosl.) Lemoine
— *calcareum* (Pallas) Aresch.
Mesophyllum lichenoides (Ellis) Lemoine
Lithophyllum incrustans Phil.
— — f. *depressa* Crouan

Source MNHN Paris

Lithophyllum incrustans f. *Harveyi* Fosl.
— — f. *angulata* Fosl.
— — f. *flabellata* Heydr.
— — f. *subdichotoma* Heydr.
— — f. *labyrinthica* Heydr.
— *dentatum* (Kütz.) Fosl.
Lithophyllum (*Dermatolithon*) *pustulatum* (Lamour.) Fosl.
— — — var. *Corallinae* (Crouan) [Fosl.
— — *hapalidioides* (Crn.) Fosl. var. *confi*- [*nis* (Crn.) Fosl.
— — *papillosum* (Zanard.) Foslie var. *Cys*- [*toseirae* (Hauck) Foslie
— — *macrocarpum* (Rosanoff) Fosl. f. *in*- [*termedia* Fosl.
Lithophyllum (?) *Hauckii* (Rothpl.) Lemoine
— *Notarisii* (Dufour) Lemoine
— — f. f. *ptychoides* Fosl.
— — f. *insidiosa* (Solms) Fosl.
— — f. *Chalonii* (Heydr.) Lemoine
Tenarea tortuosa (Esper.) Lemoine f. *crassa* (Lloyd) Lemoine
— — f. *cristata* (Menegh.) Lemoine
— — f. *decumbens* (Fosl.).
Pseudolithophyllum expansum (Phil.) Lemoine f. *typica* (Fosl.).
— — f. *agariciforme* (Hauck).
— — f. *decumbens* (Fosl.).
Melobesia farinosa Lamour.
— — var. *Solmsiana* Falk.
— *Lejolisii* Rosanoff
— (*Pliostroma*) *zonalis* (Crouan) Fosl.
— (*Litholepis*) *mediterranea* Fosl.
Amphiroa rigida Lamour.
— *cryptarthrodia* Zanard.
— *Beauvoisii* Lamour.
Corallina mediterranea Aresch.
— *officinalis* L.
— *granifera* Ell. et Sol.
Jania rubens (L.) Lamour.
— *longifurea* Zanard.
— *corniculata* (L.) Lamour.

Grateloupiacées

Halymenia dichotoma J. Ag.
— *Floresia* (Clemente) C. Ag.

Source MNHN Paris

Halymenia latifolia Crouan
— *ulvoidea* Zanard.
— ***Rodrigueziana*** Feldm.
Grateloupia dichotoma J. Ag.
— *filicina* (Wulf.) C. Ag.
Cryptonemia Lomation (Bertoloni) J. Ag.
— *tunaeformis* (Bert.) Zanard.
Acrodiscus Vidovichii (Menegh.) Zanard.

Gloiosiphoniacées

Thuretella Schousboei (Thur.) Schmitz

Callymeniacées

Callymenia tenuifolia Feldm.
— *Requienii* J. Ag.
Meredithia microphylla J. Ag.

Gigartinales

Cruoriacées

Cruoria purpurea Crouan

Calosiphoniacées

Calosiphonia vermicularis (J. Ag.) Schmitz

Nemastomacées

Nemastoma dichotoma J. Ag.

Gracilariacées

Gracilaria confervoides (L.) Grev.
— *dura* (C. Ag.) J. Ag.
— *compressa* (C. Ag.) Grev.
— *armata* (Ag.) J. Ag.
— *corallicola* Zanard.

Plocamiacées

Plocamium coccineum (Huds.) Lyngb.
— — var. *uncinatum* J. Ag.

Sphaerococcacées

Sphaerococcus coronopifolius (Good. et Woodw.) C. Ag.

Source MNHN Paris

Furcellariacées

Neurocaulon reniforme (Post. et Rupr.) Zanard.
— *grandifolium* Rodriguez

Rissoellacées

Rissoella verruculosa (Bertoloni) J. Ag.

Rhodophyllidacées

Rhodophyllis bifida (Good. et Woodw.) Kütz.
— *appendiculata* J. Ag.

Hypnéacées

Hypnea musciformis (Wulf.) Lamour.

Phyllophoracées

Phyllophora nervosa (D.C.) Grev.
— *Heredia* (Clemente) J. Ag.
Gymnogongrus Griffithsiae (Turner) Mart.
— *norvegicus* (Gunner) J. Ag.
— *nicaeensis* (Duby) Ardiss. et Straff.

Gigartinacées

Gigartina acicularis Lamour.

Rhodyméniales

Rhodyméniacées

Fauchea repens (C. Ag.) Mont.
Gloiocladia furcata (C. Ag.) J. Ag.
Chrysymenia ventricosa (Lamour.) J. Ag.
Botryocladia botryoides (Wulf.) Feldm. comb. nov. (= *B. uvaria* [Wulf.] Kylin).
— *Chiajeana* (Menegh.) Kylin
— ***Boergesenii*** Feldm.
Rhodymenia Ardissonei Feldm. nom. nov. (= *R. corallicola* Ardiss.).

Champiacées

Lomentaria articulata (Huds.) Lyngb.
— *linearis* Zanard.
— *clavellosa* (Turn.) Gaillon var. *conferta* (Menegh.) Feldm.
— *uncinata* Menegh.
Champia parvula (C. Ag.) Harv.

Source MNHN Paris

Chylocladia kaliformis (Good. et Woodw.) Grev.
— *squarrosa* (Kütz.) Le Jol.
Gastroclonium clavatum (Roth.) Ardiss.

Céramiales

Céramiacées

Lejolisia mediterranea Born.
Ptilothamnion micropterum (Mont.) Born.
Spermothamnion repens (Dillw.) Rosenv. var. *Turneri* (Mert.) Rosenv.
— *flabellatum* Born.
— *irregulare* (J. Ag.) Ardiss.
Sphondylothamnium multifidum (Huds.) Näg.
Griffithsia opuntioides J. Ag.
— *sphaerica* Schousb.
— *irregularis* C. Ag.
— *arachnoidea* C. Ag.
— *Schousboei* Mont.
— var. ***minor*** Feldm. nov. var.
— *barbata* (Smith) C. Ag.
— sp. nov. ?
Bornetia secundiflora (J. Ag.) Thur.
Monospora pedicellata (Smith) Solier.
Pleonosporium Borreri (Smith) Näg.
Callithamnion tripinnatum (Grat.) C. Ag.
— *scopulorum* C. Ag.
— *tetragonum* (Wither.) C. Ag.
* — *Brodiaei* Harv.
— *byssoides* Arnott
— *tenuissimum* (Bonnemaison) Kütz.
— *caudatum* J. Ag.
— *corymbosum* (Smith) Lyngb.
— — var. *secundatum* Harv.
Seirospora Griffithsiana Harv.
— *humilis* Kütz.
— ***sphaerospora*** Feldm.
Compsothamnion thuyoides (Sm.) Näg.
Gymnothamnion elegans (Schousb.) J. Ag.
Dohrniella neapolitana Funk.
Antithamnion Plumula (Ellis) Thur.
— — var. *Bebbii* (Reinsch) Feldm. comb. nov.
— *tenuissimum* (Hauck.) Schiffner
— *Spirographidis* Schiffner

Source MNHN Paris

Antithamnion cruciatum (Ag.) Näg.
— — var. *radicans* (J. Ag.) Hauck
Platythamnion crispum (Ducluz.) Feldm. comb. nov. (= *Antitham-*
Hymenoclonium serpens (Crouan) Batt. (1) [*nion crispum* Thur.)
Crouania attenuata (Bonem.) J. Ag.
— *bispora* Crouan
— ***procera*** Feldm. nov. sp.
Wrangelia penicillata C. Ag.
Ceramothamnion adriaticum Schiller
Ceramium Bertholdi Funk
— *transversale* Collins et Hervey
— *tenuissimum* (Lyngb.) J. Ag.
— *elegans* Ducluz.
— *diaphanum* (Lightf.) Roth
— *strictum* Grev. et Harv.
— *orthocladum* Schiffner
— *circinatum* (Kütz.) J. Ag.
— *barbatum* Kütz.
— *tenue* J. Ag.
— *echionotum* J. Ag.
— *robustum* J. Ag.
— *leptocladum* Schiffner
Centroceras cinnabarinum (Gratel.) J. Ag.
Microcladia glandulosa (Solander) Grev.
Spyridia filamentosa (Wulf.) Harv.

Rhodomélacées

Laurencia papillosa (Forsk.) Grev.
— *paniculata* (C. Ag.) J. Ag.
— *obtusa* (Huds.) Lamour. α *genuina* Kütz.
— — — — f. *gracilis* (Kütz.) Hauck
— — — — f. *racemosa* (Kütz.).
— — β. *laxa* (Kütz.) Ardiss.
— *pinnatifida* (Gmel.) Lamour.
Rodriguezella Strafforellii Schmitz
— *Pelagosae* Schiffner
Janczewskia verrucaeformis Solms
Ricardia Montagnei Derb. et Sol.
Chondria tenuissima (Good. et Woodw.) C. Ag.
— *Boryana* (De Notaris) de Toni

(1) Des recherches récentes, entreprises en collaboration avec Mlle G. Mazoyer, nous ont permis de constater que l'*Hymenoclonium serpens* (Crouan) Batt. est en réalité le protonéma du *Bonnemaisonia asparagoides* et non une espèce autonome.

Source MNHN Paris

Alsidium carallinum C. Ag.
— *Helminthocharton* (La Tourette) Kütz.
Polysiphonia sertularioides (Grat.) J. Ag.
— *tenerrima* Kütz.
— *pulvinata* Kütz.
— *dichatama* Kütz.
— *deusta* (Roth) J. Ag.
— *sanguinea* (C. Ag.) Zanard.
— *subulata* (Ducluz.) J. Ag.
— *elangata* (Huds.) Harvey
— *flocculosa* (Ag.) Kütz.
— *Derbesii* Solier
— *bifarmis* Zanard.
— *furcellata* (C. Ag.) Harv.
— *subulifera* (C. Ag.) Harv.
— *apaca* (C. Ag.) Zanard.
— *Brodiaei* (Dillw.) Grev.
— *fruticulasa* (Wulf.) Sprengel
— *deludens* Falkenb.
Pterasiphania parasitica (Huds.) Falkenb.
— *pennata* (Roth) Falkenb.
Brongniartella byssoides (Good. et Woodw.) Schmitz
Dipterasiphania rigens (Schousb.) Falkenb.
Herpasiphania secunda (C. Ag.) Ambronn
— *tenella* (C. Ag.) Ambronn
Lophosiphonia abscura Falkenb.
Halopitys incurvus (Huds.) Batters
Rytiphlaea tinctaria (Clemente) C. Ag.
Vidalia valubilis (L.) J. Ag.

Dasyacées

Dasyopsis plana (C. Ag.) Zanard.
— *spinella* (C. Ag.) Zanard.
— *cervicornis* (J. Ag.) Schmitz
Dasya rigidula (Kützing) Ardiss.
— *corymbifera* J. Agardh
— *arbuscula* (Dillwyn) C. Ag.
— *acellata* (Grateloup) Harvey
Heterosiphania Wurdemanni (Bailey) Falkenb.

—

Halodictyan mirabile Zanard.
Falkenbergia Hillebrandii (Bornet) Falkenb.

Source : MNHN, Paris

Delesseriacées

Hypoglossum Woodwardii Kütz.
Apoglossum ruscifolium (Turner) J. Ag.
Erythroglossum Lenormandi (Derb. et Sol.) Feldm.
— *Sandrianum* (Zanard.) Kylin
— *Balearicum* (Rodriguez) J. Ag.
Myriogramme minuta Kylin
Nitophyllum punctatum (Stackh.) Grev.
Acrosorium reptans (Crouan) Kylin
— *uncinatum* (J. Ag.) Kylin
— *venulosum* (Zanard.) Kylin

Caractères de la flore

Comme on le voit par la liste précédente, la flore des environs de Banyuls est particulièrement riche. Elle est actuellement la plus riche de toute la Méditerranée et dépasse même en nombre d'espèces celle du golfe de Naples, qui a pourtant été l'objet, depuis près de soixante ans, de multiples recherches par une pléiade d'algologues, italiens et allemands en particulier, et qui a passé jusqu'ici comme jouissant d'une richesse floristique exceptionnelle.

Le total des espèces observées (496) le long de la côte des Albères, qui ne dépasse pas 20 kilomètres de longueur à vol d'oiseau, est à peu près le même que celui indiqué par Ardissone en 1886 pour l'ensemble de la Méditerranée tout entière, dans laquelle il signale 494 espèces.

Il faut toutefois remarquer que cette richesse n'est que relative et due, pour la plus grande part, à l'exploration attentive effectuée à toutes les périodes de l'année, aussi bien en surface qu'en profondeur. Je ne doute pas que beaucoup de localités méditerranéennes, minutieusement explorées, ne puissent fournir un contingent d'espèces égal ou même supérieur à celui que j'ai obtenu à Banyuls.

Enfin, il y a lieu de noter que la flore marine de la Méditerranée ne mérite nullement la réputation, qu'on lui attribue quelquefois, d'être plus pauvre que les mers boréales, et que la Manche en particulier. Si les espèces sont de plus petite taille, de recherche et de récolte plus difficiles, la flore n'en est pas moins riche ni moins variée, au contraire.

Il est toujours assez difficile d'établir des comparaisons précises entre la flore de diverses régions dont l'exploration a été inégalement approfondie. La découverte, aux environs de Banyuls, de nombreuses espèces nouvelles, ainsi que d'espèces qui n'étaient pas encore connues

Source MNHN Paris

dans la Méditerranée, mais seulement d'autres régions souvent éloignées, montre que la flore algale de la Méditerranée est encore mal connue.

Aussi, pour beaucoup d'espèces de petite taille susceptibles de passer facilement inaperçues, il n'est pas possible de tirer des conclusions définitives de leur présence ou de leur absence dans une région déterminée. Néanmoins, lorsqu'il s'agit d'espèces de plus grande taille, bien caractérisées morphologiquement, il est permis d'être plus affirmatif sur la réalité de leur absence d'une région déterminée, et de tirer de ces faits des conclusions intéressantes.

En ce qui concerne les algues plus ou moins fréquentes en Méditerranée, et que je n'ai pas réussi à trouver sur les côtes des Albères, bien qu'elles ne puissent passer facilement inaperçues, on peut citer les espèces suivantes :

Dasycladus vermicularis (Scopoli) Krasser,
Anadyomene stellata (Wulf.) Ag.,
Caulerpa prolifera Lamour.
Zonaria Tournefortii (Lamour.) Mont.,
Galaxaura oblongata (Ell. et Sol.) Lamour.,
Caulacanthus ustulatus (Mert.) Kütz.,
Digenea simplex (Wulf.) Ag.,
Acanthophora Delilei Lam.

Toutes ces espèces sont d'affinités tropicales. Leur absence aux environs de Banyuls est sans doute imputable à la température relativement basse de l'eau en hiver, la moyenne du mois le plus froid étant de 10°9, inférieure de 2°4 à celle de l'eau de Monaco et de 5°4 à celle des environs d'Alger.

Par contre, on constate aux environs de Banyuls la présence d'un certain nombre d'espèces d'affinités boréales, qui sont rares ou font défaut dans d'autres parties de la Méditerranée.

C'est le cas, par exemple, des espèces suivantes :

Ulothrix flacca,
Ulothrix pseudoflacca,
Stictyosiphon soriferus,
Peyssonnelia atropurpurea,
Peyssonnelia Harveyana,
Gymnogongrus norvegicus.

La présence de certaines de ces espèces sur la côte des Albères ne doit d'ailleurs pas être attribuée à la plus faible température de l'eau dans cette région, mais plutôt au voisinage relatif de l'Atlantique, car plusieurs d'entre elles se retrouvent sur les côtes d'Algérie,

Source MNHN Paris

alors qu'elles font défaut sur les côtes d'Italie, ainsi que dans la Méditerranée orientale et l'Adriatique.

C'est également le cas pour les espèces suivantes :

Nemoderma tingitanum,
Phyllaria reniformis,
Dasyopsis cervicornis,

qui ne peuvent être considérées comme des espèces de mer froide.

Il est assez curieux de noter à ce propos que l'aire de répartition de certaines de ces espèces dans la Méditerranée se superpose très exactement. C'est le cas, en particulier, du *Nemoderma tingitanum*, du *Phyllaria reniformis* et du *Gymnogongrus norvegicus*, qui sont localisés dans la moitié ouest de la Méditerranée occidentale, sur les côtes de France, d'Espagne et d'Algérie. Leur absence sur les côtes italiennes est très probable, car elles n'y ont jamais été signalées, bien qu'il s'agisse d'espèces bien caractérisées ne pouvant pas passer facilement inaperçues. Ainsi que je l'ai indiqué dans un travail antérieur (1934), la localisation de ces espèces dans la moitié ouest de la Méditerranée occidentale ne peut s'expliquer, me semble-t-il, que par leur origine atlantique et leur pénétration à une date relativement récente dans la Méditerranée, où elles se sont répandues de proche en proche, à partir du détroit de Gibraltar, sur les côtes africaine et européenne, sans avoir toutefois encore atteint l'Italie.

Comparaison du pourcentage du nombre des Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées sur la cote des Albères, et dans différentes autres régions.

Le nombre des espèces appartenant aux trois grands groupes des Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées est proportionnellement assez constant dans les différentes localités d'une même région florale, mais il varie considérablement si l'on envisage la flore de régions différentes. Le pourcentage des espèces de Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées permet de caractériser floristiquement une région.

Il y a lieu de remarquer, en effet, que le pourcentage du nombre des espèces des différents groupes est indépendant du nombre absolu de ces espèces, lorsque ces groupes ont été étudiés d'une manière homogène.

Un exemple très net, emprunté à Funk (1927, p. 281), met bien en évidence ce fait.

Quatre listes d'algues marines du golfe de Naples ont été pu-

Source MNHN Paris

bliées à différentes époques par divers auteurs. Le nombre des espèces signalées par ces auteurs varie considérablement (de 171 à 423), néanmoins, le pourcentage du nombre des Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées est sensiblement le même.

C'est ainsi que la liste de FALKENBERG (1879), pour 224 espèces, signale 13 % de Chlorophycées, 23 % de Phéophycées, et 64 % de Rhodophycées. BERTHOLD (1882), pour 305 espèces, a trouvé respectivement 13 %, 25 % et 62 % d'algues de ces différents groupes. Le catalogue de MAZZA (1902), avec seulement 171 espèces, donne les pourcentages suivants : 15 %, 20 % et 65 % Enfin FUNK (1927), avec 423 espèces, indique les pourcentages suivants : 15 %, 22 % et 63 %.

Dans tous ces calculs de pourcentage, je n'ai pas tenu compte des Cyanophycées, groupe souvent négligé par les auteurs de catalogues, qui tantôt le passent entièrement sous silence, tantôt ne signalent qu'un nombre manifestement insuffisant d'espèces par rapport aux autres groupes, étudiés en général d'une manière plus homogène.

Si l'on examine le tableau ci-joint (Tableau XI), indiquant le pourcentage des espèces de Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées signalées dans différentes régions de l'Atlantique et de la Méditerranée, on voit que la proportion de ces différentes algues varie grandement selon les localités. On constate une diminution progressive du pourcentage des Phéophycées, et une augmentation parallèle de celui des Rhodophycées, en allant de la zone arctique vers l'équateur.

Le pourcentage du nombre des Chlorophycées est moins variable. Il est un peu plus faible dans la zone tempérée et la Méditerranée que dans la zone arctique et la zone boréale, par suite de la rareté ou l'absence, dans ces régions, des espèces des genres *Acrosiphonia*, *Spongomorpha*, *Monostroma*, etc., qui caractérisent les mers froides. Le pourcentage se relève ensuite dans la zone tropicale, par l'apparition des espèces caractéristiques des mers chaudes (Caulerpacées, Dasycladacées, Codiacées de la tribu des Flabellariées).

L'étude du rapport du nombre des Rhodophycées à celui des Phéophycées ($\frac{R}{P}$) est également très démonstrative.

Voisin de l'unité dans la zone arctique et la zone boréale (Arctique, Islande, Trondhjem, Suède, Fœroé), il atteint 1,5 en moyenne dans la partie septentrionale de la zone tempérée nord (Clare Island, île de Man, Cherbourg). Plus au sud, dans les régions où la flore présente un caractère plus méridional, comme les environs de Saint-Malo et la côte basque, le rapport $\frac{R}{P}$ dépasse 2. Dans la

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XI

Pourcentage du nombre des Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées dans différentes régions de l'Atlantique et de la Méditerranée

RÉGIONS	Nombre des Especes	Chlorophycées %	Phéophycées %	Rhodophycées %	Rapport Rhodophycees / Pheophycees (R/P)
Région arctique (Gain, 1912)	310	24,3	36,4	39,3	1,1
Islande (Jonsson, 1912).	194	25,8	34,4	39,8	1,1
Fjord de Trondhjem. (Printz, 1926).	299	26,4	33,7	39,9	1,2
Ouest de la Suède (Kylin, 1907).	294	24,1	35,7	40,1	1,1
Fœroé (Boergesen, 1903).	202	22,8	36,1	41,1	1,1
Clare Island (O. de l'Irlande) (Cotton, 1912).	384	19,4	32,5	48,1	1,5
Ile de Man (Knight & Parke, 1931).	326	16,9	31,9	51,2	1,6
Hollande (Van Goor, 1923).	162	30,2	30,2	39,5	1,3
Cherbourg et La Hougue. (Hariot, 1912).	423	22,5	29,3	48,2	1,6
Saint-Malo (Hamel & Lami, 1931).	337	18,9	23,3	56,8	2,2
Côte basque française (Sauvageau, 1897).	212	10,4	28,3	61,3	2,3
Gijon (Miranda, 1931).	276	14,9	25	60,1	2,4
Banyuls (Feldmann).	426	18,6	20,6	60,8	2,9
Minorque (Rodriguez, 1889).	265	13,6	18,9	67,6	3,5
Golfe de Naples. (Funk, 1927).	423	15	22	63	2,9
Algérie (Feldmann).	341	18,2	20,2	61,6	3
Rovigno (Vatova, 1930).	355	25,6	20,8	53,6	2,6
Tanger (Bornet, 1892).	272	19,4	21,2	59,4	3,1
Canaries (Boergesen, 1925-1930).	326	21,2	16,9	61,9	3,7
Açores (O.-C. Schmidt, 1931).	145	20 6	23,5	55,9	2,4
Nouvelle-Angleterre (Farlow, 1880).	198	20,7	29,3	50	1,7
Woods-Hole (Massachusetts). (Davis, 1914).	200	24	32,5	43,5	1,3
Beaufort (N.-Carol.) (Hoyt, 1920).	72	23,6	20,8	55,6	2,6
Bermudes (Collins & Hervey, 1917).	294	32,3	19	48,7	2,5
Floride (Taylor, 1928).	470	22,1	10,6	67,3	4,3
Bahamas (Howe, 1918).	275	30,8	12,3	56,9	4,6
Iles Vierges (Boergesen, 1913-1920).	327	24,5	16,8	58,7	4,2
Brésil (Taylor, 1931).	339	24	17,3	58,7	3,3

Source MNHN, Paris

zone subtropicale nord, à laquelle appartient la Méditerranée, le rapport $\frac{R}{P}$ atteint et dépasse 3. Enfin, pour la zone tropicale américaine, le rapport $\frac{R}{P}$ est supérieur à 4. Il doit sans doute en être de même sur la côte africaine, pour laquelle il n'existe malheureusement pas de liste précise utilisable.

L'intérêt de ces rapports numériques pour caractériser la flore d'une localité donnée est bien mis en évidence par quelques exemples. C'est ainsi que Clare Island, au nord-ouest de l'Irlande, présente un rapport $\frac{R}{P}$ plus voisin de celui de Cherbourg que de celui des Fœroé, bien que plus voisin géographiquement de ces dernières îles. Or, la flore algale de Clare Island possède, relativement à sa latitude, une flore d'un caractère nettement méridional.

De même la comparaison des chiffres donnés pour Cherbourg et Saint-Malo met bien en évidence les différences existant entre ces deux localités voisines. Alors que la flore de Cherbourg est nettement nordique, celle de Saint-Malo présente de nombreuses espèces d'affinité méridionale (*Zanardinia prototypus* par exemple).

Les chiffres donnés pour la Hollande sont un peu aberrants. Cela tient à la pauvreté de la flore algale de cette côte, presque entièrement sableuse, où les algues rupicoles ne peuvent s'installer que sur les digues et les estacades. Le peuplement de ces stations artificielles s'est effectué récemment au hasard des apports de spores, ou de fragments d'algues par les courants.

Dans la Méditerranée, le rapport $\frac{R}{P} = 3{,}5$ pour Minorque est également aberrant, il doit sans doute être attribué au fait que RODRIGUEZ a porté plus particulièrement son attention sur les Rhodophycées.

Les chiffres donnés pour le nord de l'Adriatique (Rovigno) d'après le catalogue de VATOVA diffèrent sensiblement de ceux des autres régions de la Méditerranée. Le chiffre très élevé des Chlorophycées tient sans doute aux nombreuses espèces microscopiques décrites par HANSGIRG et dont plusieurs sont à rechercher.

Le rapport $\frac{R}{P} = 2{,}6$, assez faible, révèle une flore à caractère plus boréal que dans d'autres régions de la Méditerranée.

Source MNHN Paris

CHAPITRE XVI

LES ÉLÉMENTS DE LA FLORE MARINE DE LA MÉDITERRANÉE ET LEUR ORIGINE

Si nos connaissances sur l'écologie des algues marines présentent encore beaucoup de lacunes, celles sur leur chorologie sont encore plus incomplètes.

Malgré les nombreux matériaux, récoltés sur tous les rivages du globe, que renferment les herbiers et les nombreux catalogues floristiques publiés, il est encore très difficile, à l'heure actuelle, de tracer d'une manière précise l'aire de répartition d'une espèce.

Beaucoup d'anciens travaux sont d'ailleurs inutilisables à ce point de vue, les premiers auteurs ayant eu tendance à attribuer à des formes européennes, qui leur étaient familières, les espèces exotiques que les voyageurs leur rapportaient de tous les points du globe.

D'autres algologues, au contraire, mus par la tendance inverse, considéraient systématiquement comme constituant des espèces distinctes des échantillons d'une même espèce provenant de régions éloignées les unes des autres.

La vérité est entre ces deux tendances, et, à l'époque actuelle, l'étude morphologique et anatomique précise permet de séparer les espèces voisines confondues par les anciens auteurs, et de réunir les prétendues espèces fondées uniquement sur l'origine géographique différente des échantillons.

Malheureusement, les monographies modernes sont peu nombreuses, et, pour la plupart des espèces, une étude personnelle des échantillons est nécessaire pour se faire une idée exacte de leur aire de répartition. Néanmoins, quelques travaux modernes sur les régions voisines ou dont la flore est comparable à celle de la Méditerranée, ainsi que l'étude du matériel renfermé dans les herbiers, permettent de définir, dans leurs grandes lignes, les éléments principaux qui constituent la flore algale de la Méditerranée, et de tenter de rechercher leur origine.

Dans cette étude, j'envisagerai en même temps que les algues les monocotylédones marines. Ces dernières sont au nombre de cinq dans

Source MNHN Paris

la Méditerranée (*Zostera marina*, *Z. nana*, *Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa* et *Halophila stipulacea*). Leur chorologie est d'ailleurs beaucoup mieux connue, en général, que celle des algues, grâce aux travaux d'ASCHERSON, d'OSTENFELD et de SETCHELL, et elle éclaire souvent celle de ces dernières.

En ce qui concerne les algues, les premiers travaux traitant de leur répartition géographique, ceux de LAMOUROUX (1825-1826) et de BORY DE SAINT-VINCENT (1828) n'ont plus qu'un intérêt historique, car, à l'époque où ils ont été écrits, nos connaissances algologiques étaient encore trop imparfaites pour permettre de tirer des conclusions exactes et définitives.

Parmi les travaux modernes, il y a lieu de rappeler rapidement ceux de KJELLMAN (1883) sur la flore de l'océan Arctique, de BORGESEN et JONSSON (1905) sur l'Atlantique nord, de SVEDELIUS (1924) sur la distribution géographique discontinue des algues marines tropicales et subtropicales, et enfin ceux de SETCHELL (1893, 1915, 1920, 1935).

Si l'on excepte le mémoire de SVEDELIUS (1924), où l'auteur étudie la distribution géographique de plusieurs espèces méditerranéennes, dont il signale l'origine indo-pacifique, il n'existe pas, à ma connaissance, de travaux d'ensemble sur la chorologie des algues méditerranéennes, et l'on n'a pas essayé, jusqu'ici, de rechercher quels étaient les éléments qui constituent cette flore et quelle pouvait être leur origine. C'est ce que je vais tenter de faire dans ce chapitre. Il eût été désirable de pouvoir distribuer toutes les espèces méditerranéennes dans les divers éléments qui constituent cette flore, et d'attribuer à toutes leur origine exacte. Mais un tel travail est encore irréalisable dans l'état actuel de nos connaissances, et je suis obligé de m'en tenir à quelques exemples précis, autour desquels viendront s'en grouper d'autres, au fur et à mesure que nos connaissances sur la chorologie des algues marines deviendront plus précises.

On peut distinguer, dans l'ensemble de la flore marine de la Méditerranée, cinq éléments principaux :

1. Elément cosmopolite.
2. Elément pantropical.
3. Elément indo-pacifique.
4. Elément atlantique, que l'on peut subdiviser en :
   a) Elément atlantique boréal;
   b) Elément atlantique tropical.
5. Elément endémique.

Source MNHN Paris

Élément cosmopolite. Cet élément comprend un petit nombre d'espèces, la plupart ubiquistes, très eurythermes et très euryhalines, qui se retrouvent dans toutes les mers du globe et sous toutes les latitudes.

A cet élément appartiennent par exemple l'*Ulva loctuco*, plusieurs *Enteromorpho*, etc. D'autres espèces, plus exigeantes vis-à-vis de la température, font défaut dans les régions arctiques et antarctiques, mais sont largement répandues dans toutes les régions tropicales et tempérées. C'est le cas, par exemple, de nombreuses Cyanophycées et d'un nombre plus restreint de Chlorophycées (*Codium dichotomum*), de Phéophycées (*Colpomenia sinuosa* sensu lato) et de Rhodophycées. Quant aux genres cosmopolites, ils sont très nombreux.

Quelques espèces, parmi les cosmopolites, peuvent être qualifiées de bipolaires, car elles se retrouvent dans toutes les mers froides et tempérées des deux hémisphères, mais font défaut dans les régions tropicales. C'est le cas, par exemple, du *Scytosiphon Lomentario*, fréquent dans l'océan Arctique, l'Atlantique Nord (y compris la Méditerranée) et le Pacifique Nord, qui fait défaut dans les régions tropicales, mais réapparaît dans l'hémisphère austral sur les côtes de l'Amérique du Sud, à l'île Saint-Paul, à Kerguelen, ainsi qu'en Tasmanie et en Nouvelle-Zélande.

Le nombre des espèces cosmopolites est en somme très restreint, et il a beaucoup diminué depuis que l'étude systématique des algues est devenue plus précise.

Beaucoup d'algues exotiques, primitivement identifiées à des espèces européennes et considérées comme cosmopolites, se sont révélées différentes selon leur origine et devront constituer des espèces distinctes, voisines les unes des autres, mais ayant chacune une aire de répartition plus restreinte.

Élément pantropical. — Cet élément est constitué par les espèces réparties dans toutes les mers chaudes : Méditerranée, Atlantique tropical et subtropical, mer Rouge, océan Indien, océan Pacifique tropical et subtropical.

Les espèces de ce groupe sont relativement peu nombreuses dans la Méditerranée, où la température hivernale est sans doute trop faible pour beaucoup d'entre elles.

Parmi celles qui y sont fréquentes, on peut citer l'*Holimeda Tuna* (Chlorophycée), qui, ainsi que le montre la carte ci-jointe (fig. 21), est répandue dans toutes les mers chaudes. C'est également le cas de l'*Hydroclothrus clothrotus*, parmi les Phéophycées, et des

Source MNHN Paris

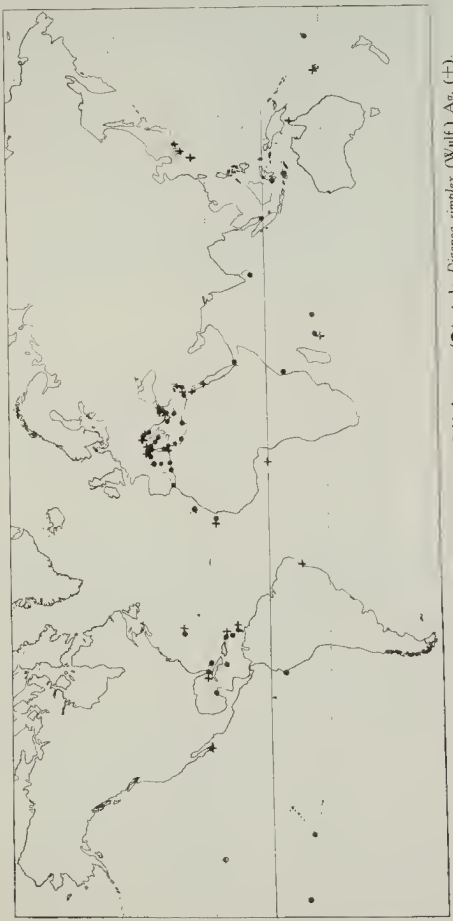


Fig. 21. — Carte de la répartition de l'*Halimeda Tuna* (Ell et Sol.) Lamour. (●) et du *Digenea simplex* (Wulf.) Ag. (+). L'exemple d'espèces pantropicales.

Source : MNHN, Paris

Rhodophycées suivantes : *Hypnea musciformis*, *Centroceras clavulatum*, *Digenea simplex* (fig. 21), *Taenioma perpusillum*, etc.

Outre les espèces pantropicales, il existe, dans la Méditerranée, un certain nombre de genres pantropicaux représentés dans les différents océans par des espèces distinctes.

Parmi les genres pantropicaux, on peut citer des Chlorophycées (*Acetabularia*, *Valonia*, *Anadyomene*, *Udotea*, *Caulerpa*), des Phéophycées (*Zonaria*, *Sargassum*) et des Rhodophycées (*Liagora*, *Galaxaura*, *Wrangelia*, *Amphiroa*).

Les espèces pantropicales présentent actuellement une aire disjointe puisqu'elles ne remontent pas vers le nord jusqu'à l'océan Glacial Arctique, et qu'elles n'atteignent même pas, vers le sud, le cap de Bonne-Espérance, ni le cap Horn. Leur aire de répartition actuelle est donc constituée par deux domaines isolés l'un de l'autre : l'Atlantique tropical et la Méditerranée d'une part, l'océan Indien et le Pacifique de l'autre, séparés par l'isthme de Suez et celui de Panama.

L'existence de ces espèces pantropicales suppose des communications ouvertes entre ces différents océans. Elles existaient donc avant l'établissement des barrières que constituent les isthmes de Suez et de Panama, elles remontent par conséquent à l'époque où s'étendait d'une rive à l'autre du Pacifique un grand océan transversal, et peuvent être considérées comme représentant le reste de la végétation de la Téthys.

Beaucoup d'espèces pantropicales, dont l'aire était alors continue, ont dû disparaître de la Méditerranée pendant les périodes glaciaires, par suite du refroidissement des eaux à cette époque. C'est ce qui a dû avoir lieu, par exemple, pour le *Neomeris annulata*, Dasycladacée pantropicale à aire discontinue, actuellement, et dont l'aire était autrefois plus étendue puisqu'elle est connue à l'état fossile des dépôts lutétiens du bassin de Paris et auversiens de Bretagne et du Cotentin (L. et J. Morellet).

La naturalisation de certaines espèces pantropicales dans la Méditerranée, comme par exemple celle du *Caulerpa racemosa*, qui s'y est introduit récemment par le canal de Suez, montre qu'à l'époque actuelle le réchauffement de la Méditerranée permettrait, à certaines de ces espèces, de s'y développer tout au moins dans les régions les plus chaudes de cette mer (golfe de Gabès, côtes de Syrie).

Élément indo-pacifique. — Cet élément ne renferme, dans la Méditerranée, qu'un petit nombre d'espèces. La Méditerranée et l'océan Indien et le Pacifique ayant surtout, en commun, des genres représentés dans ces deux régions par des espèces différentes.

Source : MNHN, Paris

Parmi les quelques espèces communes à la Méditerranée et à l'océan Indien, et qui ne se retrouvent pas dans l'Atlantique, on peut citer une Rhodomélacée, l'*Acanthophora Delilei* Lamour., localisée dans la Méditerranée, surtout dans la partie orientale de cette mer, et qui se rencontre, en outre, dans la mer Rouge et l'océan Indien (fig. 22).

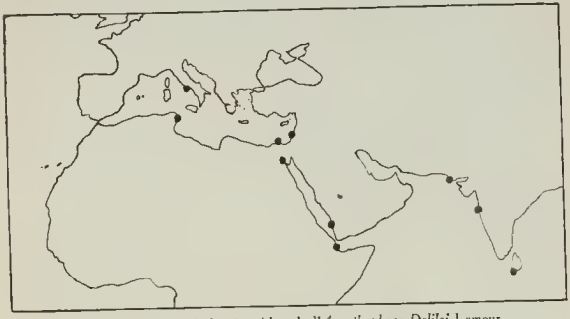


Fig. 22. — Carte de la répartition de l'*Acanthophora Delilei* Lamour. Exemple d'espèce méditerranéo-indienne.

Contrairement à l'*Acanthophora Delilei*, dont l'existence dans la Méditerranée est ancienne, certaines plantes marines communes à la région indo-pacifique et à la Méditerranée sont d'importation récente dans cette mer. Elles y ont pénétré depuis le percement du canal de Suez, grâce à celui-ci. C'est ce qui a eu lieu, par exemple, pour une Hydrocharitacée : *Halophila stipulacea* (Forsk.), plante de la partie occidentale de l'océan Indien, de Suez aux Mascareignes, et qui a été observée, pour la première fois, dans la Méditerranée, en 1894, par K. Fritsch, dans le port de Rhodes, et retrouvée récemment par J. Politis dans plusieurs localités de la mer Egée. La présence de cette espèce dans le grand lac Amer (A. Gruvel), sur le trajet du canal de Suez, est d'ailleurs un témoin de sa migration récente de la mer Rouge vers la Méditerranée.

Le cas de l'*Halophila stipulacea* est à rapprocher de celui du *Caulerpa racemosa*, signalé plus haut, et aussi de celui de la petite Pintadine de la mer Rouge (*Meleagrina albina*), qui, depuis le percement du canal de Suez, a pénétré dans la Méditerranée, où elle s'est naturalisée et est devenue extrêmement abondante sur les côtes de la petite Syrte (golfe de Gabès), ainsi que sur les côtes syriennes

Source MNHN Paris

jusqu'au nord de Beyrouth. Parmi les genres communs à la Méditerranée et à l'Indo-Pacifique, et représentés dans ces deux régions par des espèces différentes, on peut citer deux genres d'algues crustacées, qui n'étaient connus jusqu'ici que de l'Indo-Pacifique et dont j'ai découvert des représentants méditerranéens à Banyuls.

Le premier de ces genres (*Mesospora* Weber-van-Bosse) est une Phéophycée de la famille des Ralfsiacées. On n'en connaissait jusqu'ici que deux espèces : la première, *Mesospora Schmidtii* Weber v.-B., est assez répandue dans l'archipel indo-malais; la seconde, *Mesospora Van-Bosseae* Børgesen, n'est connue que du Pacifique sud à l'île de Pâques; la troisième espèce du genre, *Mesospora mediterranea* Feldm., se rencontre à Banyuls ainsi qu'aux environs d'Alger.

Le genre *Ethelia* a été créé par Mme WEBER VAN BOSSE, pour des Squamariacées de l'océan Indien et du Pacifique, que leur structure anatomique distingue nettement des autres genres de cette famille. Ce genre renferme cinq espèces dont quatre sont indo-pacifiques : *Ethelia biradiata* Weber-v.-B., qui est connu de Bornéo et des Seychelles, *E. Fosliei* Weber-v.-B., de la côte orientale de Timor, *E. australis* (Harvey) Weber-v.-B., de Malaisie et d'Australie, et *E. pacifica* Børgesen, décrit plus récemment de l'île de Pâques. La cinquième espèce, *E. Van-Bosseae* Feldm. est méditerranéenne et assez fréquente à Banyuls, en dragage, sur les fonds coralligènes.

Un autre genre de Rhodophycée peut être rapproché des deux précédents : c'est le genre *Rhizophyllis* Kütz., dont pendant longtemps on n'a connu qu'une seule espèce endémique dans la Méditerranée : *R. Squamariae* Kütz.; en 1924, F. BØRGESEN en a décrit une seconde espèce de l'île de Pâques : *R. pacifica*, très différente morphologiquement de la précédente, et j'en ai trouvé à Banyuls une troisième espèce, épiphyte sur le *Codium Bursa* : *R. Codii* Feldm., qui présente beaucoup d'affinités avec l'espèce pacifique.

On peut également citer, d'après SVEDELIUS (1924), comme appartenant à des genres d'origine indo-pacifique, le *Codium Bursa* et le *Vidalia volubilis*, espèces méditerranéennes dont les plus proches parentes se rencontrent dans l'Indo-Pacifique, où vit la majorité des espèces de ces genres.

Parmi les monocotylédones marines, le genre *Posidonia* fournit également un exemple très net de genre commun à la Méditerranée et à l'Indo-Pacifique. Ce genre ne comprend, en effet, à l'époque actuelle, que deux espèces, l'une, *Posidonia oceanica*, est très abondante dans toute la Méditerranée (sauf la mer Noire, où la température hivernale est trop basse pour permettre le développement de

Source MNHN Paris

cette espèce), et qui s'étend au delà du détroit de Gibraltar, dans les régions voisines de l'Atlantique.

L'autre espèce, *Posidonia australis*, est localisée le long des côtes sud de l'Australie. On peut supposer avec OSTENFELD (1918) que ces deux espèces de *Posidonia* représentent les derniers survivants d'un genre originaire de l'océan Indien, et qui a disparu de sa patrie d'origine après s'être répandu vers le nord et vers le sud.

Il en est de même pour le *Cymodocea nodosa* de la Méditerranée et des côtes atlantiques de l'Afrique sub-tropicale. Le genre *Cymodocea* est pantropical, mais le *Cymodocea nodosa* appartient au sous-genre *Phycagrostis*, dont toutes les autres espèces sont indo-pacifiques. L'une d'elles, *Cymodocea rotundata*, très affine au *Cymodocea nodosa*, est largement répandue dans la mer Rouge et l'océan Indien, depuis Suez jusqu'en Malaisie et en Nouvelle-Guinée.

L'existence dans la Méditerranée d'un élément indo-pacifique notable suppose l'existence, à une certaine époque, d'une communication ouverte entre la Méditerranée et la mer Rouge et l'océan Indien. C'est ce qui a eu lieu au tertiaire, c'est donc de cette époque qu'il faut dater l'immigration dans la Méditerranée des espèces indo-pacifiques que l'on y rencontre actuellement.

Élément atlantique. — L'élément atlantique de la flore marine méditerranéenne est de beaucoup le plus riche en espèces. On peut y distinguer deux éléments d'origine différente : un élément atlantique tropical et un élément atlantique boréal.

L'élément atlantique tropical est constitué par les espèces communes à la Méditerranée et à l'Atlantique tropical et subtropical. Parmi ces espèces, on peut distinguer d'abord celles qui, en dehors de la Méditerranée, se trouvent sur les côtes atlantiques du sud du Portugal et de l'Espagne, sur les côtes occidentales d'Afrique (Maroc, Mauritanie), ainsi qu'aux Canaries et aux Açores. Ces espèces, communes à la Méditerranée et à la région lusitano-africaine, telle que je l'ai définie dans un travail antérieur (1934), peuvent être qualifiées de méditerranéo-lusitano-africaines. Certaines d'entre elles, plus eurythermes, remontent vers le nord jusque dans la Manche et sur les côtes sud de l'Angleterre. Citons, parmi ces espèces méditerranéo-lusitano-africaines : *Acetabularia mediterranea*, *Udotea petiolata*, *Pseudochlorodesmis furcellata* (Chlorophycées), *Nereia filiformis* (Phéophycées), *Gracilaria armata*, *Alsidium corallinum*, *Chrysymenia Chiajeana* (Rhodophycées).

Certaines de ces espèces ont vraisemblablement une origine méditerranéenne et se sont répandues en dehors de la Méditerranée par le détroit de Gibraltar. C'est le cas, par exemple, du *Codium Bursa*,

Source MNHN Paris

qui, outre la Méditerranée, est connu sur les côtes d'Europe, en Espagne, au Portugal, en France, et jusqu'au sud de l'Angleterre et de l'Irlande, et sur les côtes africaines, au Maroc et aux Canaries. Ainsi que l'a montré SVEDELIUS (1924), cette espèce est d'origine indo-pacifique, toutes les autres espèces, sauf une : *Codium Elisabethae* O.-C. Schmidt, récemment découverte aux Açores, appar-

Fig. 23. — Carte de la répartition du *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamx. Exemple d'espèce méditerranéo-atlantique tropicale.

tenant à la section *Bursae* De Toni, étant localisées dans l'océan Indien et l'océan Pacifique (*C. pomoides* J. Ag. d'Australie, *C. ovale* Zanard. des Seychelles, de Malaisie et de Nouvelle-Guinée, *C. Mamillosum* Harvey du Cap, d'Australie, de Tasmanie, de Nouvelle-Zélande et du Japon). L'extension du *Codium Bursa* a donc dû se faire d'est en ouest, en sortant de la Méditerranée par le détroit de Gibraltar. D'autres algues, au contraire, ont sans doute une origine atlantique, et leur extension a dû se faire de l'Atlantique vers la Méditerranée, dans un sens opposé à celui des espèces précédentes.

Un cas plus intéressant à considérer est celui des espèces méditerranéennes, qui se retrouvent sur les deux rives (africaine et américaine) de l'Atlantique tropical.

Un certain nombre d'algues de la Méditerranée existent en effet à la fois sur les côtes occidentales d'Afrique et aux Canaries, et dans la région caraïbe (Antilles, côtes atlantiques de l'Amérique

Source MNHN Paris

centrale, Floride, Bermudes). Citons, par exemple : *Dasycladus vermicularis* (Scopoli) Krasser, *Halicystis parvula* Schmitz (espèce qui n'était connue jusqu'ici que dans la Méditerranée et que j'ai découverte récemment à la Guadeloupe), *Caulerpa prolifera* Lamour. (Fig. 23) parmi les Chlorophycées; *Galaxaura oblongata* (Ell. et Sol.) Lamour. (G. *adriatica* Zanard.), *Grateloupia dichotoma* J. Ag., *Lomentaria uncinata* Menegh., *Wurdemannia miniata* (Drap.) Feldm. et Hamel, *Crouania attenuata* (Bonnem.) J. Ag., *Lophosiphonia obscura* J. Ag., etc... parmi les Rhodophycées.

La présence de ces espèces à la fois sur les côtes tropicales de l'ancien et du nouveau monde ne peut s'expliquer par le transport de spores ou de fragments fertiles par les courants. En effet, les espèces les plus favorisées sous ce rapport : les Fucacées, des genres *Cystoseira* et *Sargassum*, qui sont pourvues d'aérocystes pleins de gaz, servant de flotteurs et leur permettant de se maintenir pendant très longtemps à la surface de l'eau, sont localisées sur l'un ou l'autre bord de l'Atlantique. Les *Cystoseira*, si abondants dans la Méditerranée et sur les côtes atlantiques du sud de l'Europe et du nord-ouest de l'Afrique, font pratiquement défaut en Amérique, et le genre *Sargassum*, bien représenté dans l'ancien continent et surtout en Amérique, l'est, dans ces deux régions, par des espèces, ou tout au moins par des variétés différentes.

Les analogies existant entre la flore marine de la Méditerranée et celle de l'Amérique tropicale ne peuvent s'expliquer qu'en supposant l'existence de moyens de communications entre ces deux régions, séparées à l'époque actuelle par un océan profond constituant une barrière absolument infranchissable.

La biogéographie fournit beaucoup d'autres faits militant en faveur de l'hypothèse de l'existence de communications terrestres entre les deux rives de l'Atlantique subtropical. Parmi les êtres marins en particulier, le cas des lamantins (*Manatus*), qui sont connus à la fois dans la région caraïbe et sur les côtes occidentales d'Afrique, est tout à fait comparable à celui des algues. Les lamantins, en effet, sont des mammifères marins herbivores, qui ne s'éloignent jamais des côtes et sont incapables d'effectuer des voyages prolongés sans se reposer sur la terre ferme. Leur aire de répartition, disjointe actuellement, suppose donc, comme dans le cas des algues, l'existence, à une certaine époque, d'une ligne de rivage ou d'une succession d'îles peu éloignées les unes des autres, unissant l'Afrique et l'Amérique tropicale. On sait que l'existence de telles communications entre l'ancien et le nouveau continent est généralement admise aujourd'hui, et diverses hypothèses ont été envisagées pour les expliquer (hypothèse de l'Atlantide, théorie de la dérive des continents de WEGENER).

Source MNHN Paris

Fig. 24. — Carte de la répartition du *Sphaerococcus coronopifolius* (Good. et Wood.) Ag. Exemple d'espèce méditerranéo-atlantique boréale, européenne.

Fig. 25. — Carte de la répartition du *Gymnogongrus norvegicus* (Gunn.) J. Ag. Exemple d'espèce atlantique boréale existant à la fois sur les côtes européennes et américaines, et localisée, en Méditerranée, dans la partie occidentale de cette mer.

Source MNHN Paris

L'élément atlantique boréal, le plus récent et le plus important, comprend, soit des espèces boréales-atlantiques strictes, soit des espèces circumboréales.

Les espèces boréales-atlantiques sont celles qui, outre la Méditerranée, sont localisées dans l'Atlantique nord, soit exclusivement sur les côtes européennes, soit à la fois sur les côtes d'Europe et de l'Amérique du nord. Ce sont, en général, des espèces d'eau tempérée ou froide, dont beaucoup atteignent, dans la Méditerranée, la limite méridionale de leur aire.

Parmi les espèces localisées dans l'Atlantique nord sur les côtes européennes, on peut citer : *Taonia atomaria* (Phéophycée), *Bonnemaisonia asparagoides*, *Sphaerococcus coronopifolius* (Fig. 24), *Callithamnion granulatum*, *Halopitys incurvus* (Rhodophycées).

D'autres espèces sont communes aux deux rives européenne et nord-américaine de l'Atlantique : c'est le cas, en particulier, des *Stilophora rhizodes*, *Cutleria multifida* (Phéophycées), et des *Gymnogongrus norvegicus* (Fig. 25), *Chondria dasyphylla* (Rhodophycées).

Ces espèces, communes aux deux rives de l'Atlantique, doivent être considérées comme plus boréales que celles localisées sur les côtes européennes, leur migration s'étant effectuée par le nord de l'Atlantique, par l'Islande et le Groenland, alors que beaucoup d'espèces nord-atlantiques européennes ne dépassent pas, vers le nord, la Grande-Bretagne.

Les espèces circumboréales sont peu nombreuses dans la Méditerranée. Il s'agit d'algues de mers froides, qui se rencontrent dans l'Atlantique nord, sur les côtes européennes et américaines, et dans l'océan Pacifique, le long des côtes américaines (de l'Alaska à la Californie), et des côtes asiatiques (Kouriles, Japon, Corée).

Parmi les espèces circumboréales existant dans la Méditerranée, où elles atteignent, pour la plupart, la limite méridionale extrême de leur aire, on peut citer : *Ulothrix flacca* et *Ulothrix pseudoflacca* (Chlorophycées), *Ralfsia verrucosa* (Phéophycée), *Porphyra umbilicalis*, *Gymnogongrus Griffithsiae* (Rhodophycées).

Parmi les espèces circumboréales, certaines se rencontrent encore, à l'époque actuelle, dans l'océan Glacial Arctique; leur aire est donc continue.

Ces espèces arctiques ne vivant que dans des eaux à basse température, ne dépassent guère, sur les côtes d'Europe, le nord de la Scandinavie, et il n'en existe aucune dans la Méditerranée. Un nombre plus grand d'espèces circumboréales possèdent une aire discontinue, elles se rencontrent sur les deux rives de l'Atlantique nord et

Source MNHN Paris

du Pacifique nord, mais ne remontent pas jusqu'à l'océan Glacial. Dans certains cas, il peut s'agir d'espèces originaires de l'océan Glacial Arctique, qui ont été repoussées vers le sud lors des périodes glaciaires, et qui, moins aptes que les espèces exclusivement arctiques à supporter les températures très basses de l'océan Glacial, n'ont pu ensuite réoccuper vers le nord leur aire primitive, qui s'est trouvée disjointe (KJELLMAN, 1883). C'est à ce groupe d'espèces qu'appartiennent vraisemblablement les *Ulothrix flacca* et *pseudoflacca*, qui, dans la Méditerranée, font figure de reliques glaciaires. Le groupe des *Ulothrix* marins étant surtout bien représenté actuellement dans les régions arctiques.

Dans d'autres cas, les espèces communes à l'Atlantique et au Pacifique nord, et n'existant pas dans l'océan Glacial, représentent, sans doute, des espèces d'origine plus méridionale, qui se sont répandues de l'Atlantique vers le Pacifique, ou vice versa, par l'océan Glacial Arctique à des époques où sa température n'était pas trop basse, et dont l'aire est devenue discontinue par suite de leur disparition ultérieure de cet océan, disparition causée soit par son refroidissement, soit encore par l'abaissement de sa salinité, produit par l'afflux considérable d'eau douce par les grands fleuves sibériens, par exemple.

C'est ce qui s'est produit pour la monocotylédone marine *Zostera marina*, espèce fréquente actuellement dans la Méditerranée, sur les côtes européennes, mais qui fait défaut sur les côtes africaines de cette mer. Dans l'Atlantique, le *Zostera marina* se rencontre sur toutes les côtes européennes, jusqu'au nord de la Scandinavie (côte mourmane), en Islande et dans une localité isolée du sud-ouest du Groenland, le long des côtes américaines du golfe du Saint-Laurent à la Caroline du Nord.

Dans le Pacifique nord, cette espèce se retrouve le long des côtes américaines, des îles Aléoutiennes à la Californie, et en Asie, sur les côtes du Japon et de Corée.

Comme c'est le cas pour la plupart des monocotylédones marines, sinon de toutes, le *Zostera marina* est vraisemblablement originaire de la région indo-pacifique, peut-être du Japon, où KORIBA et MIKI ont décrit, du crétacé supérieur, sept espèces d'*Archaezostera* qu'ils considèrent comme étant les ancêtres du genre *Zostera* (cf. SETCHELL, 1935, p. 571).

Du Pacifique, le *Zostera marina* se serait donc étendu vers le nord, jusque dans l'océan Glacial Arctique, par où il aurait pu passer du Pacifique dans l'Atlantique.

Les espèces atlantiques ont pu pénétrer dans la Méditerranée à

Source : MNHN, Paris

partir de la fin du tertiaire (Néogène supérieur). Les variations considérables du climat, qui ont eu lieu au quaternaire, ont favorisé tantôt l'immigration d'espèces boréales, tantôt celle d'espèces tropicales. Pendant les périodes glaciaires, le refroidissement considérable des eaux de l'Atlantique nord et de la Méditerranée a favorisé l'extension vers le sud et la pénétration, dans la Méditerranée, d'espèces boréales telles que les *Ulothrix*, par exemple. Au contraire, lors des périodes de réchauffement interglaciaire, des espèces tropicales, remontant le long des côtes africaines, ont pu pénétrer dans la Méditerranée.

L'étude des faunes de mollusques, qui se sont succédées dans la Méditerranée au cours du quaternaire, et pour lesquelles les documents paléontologiques sont abondants, met nettement en évidence ces alternatives de peuplement par des espèces boréales et tropicales.

Pour certaines espèces d'algues, il serait possible de déterminer l'ancienneté relative dans la Méditerranée, par l'examen de leur répartition actuelle dans cette mer. Certaines, en effet, dont l'immigration est sans doute récente (*Calliblepharis jubata*, par exemple), ne se trouvent dans la Méditerranée que sur les côtes nord-africaines et à Naples, où elles ont été amenées par le courant océanique pénétrant par le détroit de Gibraltar et longeant les côtes d'Algérie et de Tunisie, pour remonter ensuite vers l'Italie. D'autres espèces (*Gymnogongrus norvegicus*, par exemple) sont limitées à la Méditerranée occidentale et font défaut dans la Méditerranée orientale, l'Adriatique et la mer Egée, tandis qu'il en existe beaucoup répandues dans toute la Méditerranée, où elles ont dû immigrer à une époque plus ancienne que les précédentes. Il faut toutefois remarquer que la vitesse de propagation doit être variable selon les espèces, et que, par conséquent, les conclusions que l'on pourrait tirer de leur répartition géographique actuelle restent hypothétiques.

Élément endémique. L'élément endémique est constitué par les espèces qui sont localisées exclusivement dans la Méditerranée. On peut y distinguer un élément paléoendémique et un élément néoendémique.

L'élément paléoendémique comprend les espèces d'origine sans doute très ancienne, qui ne montrent aucune parenté étroite avec d'autres espèces existant dans les régions voisines. Si l'on fait abstraction d'un bon nombre d'espèces de taille réduite, qui n'ont été jusqu'ici observées que dans la Méditerranée, mais dont un certain nombre se retrouvera sans doute ailleurs, où elles ont passé jusqu'ici inaperçues, on peut dire que l'élément paléoendémique méditerranéen est assez réduit. A cet élément appartient le *Rissoella verru-*

Source MNHN Paris

culosa, espèce monotype d'un genre constituant à lui seul la famille des Rissoellacées (1). Le genre *Rissoella* est peut-être le seul que l'on puisse considérer avec certitude comme endémique dans la Méditerranée.

Parmi les espèces méditerranéennes paléoendémiques, on peut citer le *Laminaria Rodriguezii* Bornet, espèce très différente de toutes celles de l'Atlantique nord et qui, par sa base stolonifère, se rapproche par contre de certaines espèces du Pacifique nord.

On peut qualifier de néoendémiques les espèces et les variétés localisées dans la Méditerranée, mais présentant des liens d'étroite parenté avec d'autres formes existant dans des régions voisines, et en particulier dans l'Atlantique nord.

Il s'agit alors d'espèces vicariantes, dérivant d'espèces atlantiques qui, en pénétrant dans la Méditerranée, ont subi, sous l'influence d'un milieu différent de leur milieu originel, des modifications morphologiques telles qu'elles constituent maintenant, soit des espèces distinctes, soit des variétés des espèces atlantiques qui leur ont donné naissance.

C'est ainsi qu'au *Phyllophora epiphylla* (Müll.) Batters (*P. rubens* [L.] Grev.) de l'Atlantique nord correspond, dans la Méditerranée, le *Phyllophora nervosa* (D. C.) Grev. (Fig. 26). De même, le *Polysiphonia fruticulosa* de l'Atlantique est représenté, dans la Méditerranée, par la variété *Wulfenii* Born., variété qui, à Tanger, au point de contact de l'Atlantique et de la Méditerranée, coexiste avec la forme atlantique (BORNET, 1891).

Le *Ceramium ciliatum* Ducluz., très répandu dans l'Atlantique, est représenté dans la Méditerranée par une forme spéciale, considérée comme une espèce distincte par J. AGARDH (*C. robustum* J. Ag.) et qui se distingue, en particulier, de la forme atlantique par ses aiguillons, formés de cinq cellules en général, alors que ceux de la forme atlantique n'en possèdent que trois.

Le cas des *Cystoseira* étudiés par SAUVAGEAU (1912-1920) est également très net. Les espèces de ce genre sont très nombreuses dans la Méditerranée, la plupart d'entre elles y sont endémiques, mais il est possible d'établir leur filiation à partir des espèces atlantiques qui leur ont donné naissance.

(1) Deux autres espèces de *Rissoela* ont été décrites : l'une, *Rissoella denticulata* (Mont.) J. Ag. du Pérou, a été rattachée par HOWE (1914) au genre *Grateloupia*, où l'avait primitivement placée MONTAGNE ; l'autre espèce, *Rissoella crispa* (Ag.) J. Ag., de localité inconnue et qui n'est connue qu'à l'état stérile, ne semble pas non plus devoir appartenir au genre *Rissoella* d'après KYLIN (1932).

Source : MNHN, Paris

Fig. 26. — Carte de la répartition du *Phyllophora epiphylla* (Müll.) Batt. (+) et du *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. (●)

Exemple de répartition de deux espèces vicariantes : l'une, atlantique boréale ; l'autre, méditerranéenne.

C'est ainsi, par exemple, que du *Cystoseira ericoides* C. Ag., espèce atlantique qui ne pénètre dans la Méditerranée que sur les côtes algériennes, dérivent, dans la Méditerranée occidentale, le *Cystoseira mediterranea* Sauv., qui en est très voisin, ainsi que le *Cystoseira stricta* Sauv. Le *C. sedoides* (Desf.) Ag., qui appartient au même groupe d'espèces, et qui est spécial aux côtes d'Algérie et du nord de la Tunisie, est déjà très différent, morphologiquement, du *C. ericoides*.

Une modification plus accentuée du *C. ericoides* a donné nais-

Source MNHN Paris

sance au *C. balearica* Sauv. des Baléares, et au *C. caespitosa* Sauv. des Baléares et des côtes catalanes, ainsi qu'au *Cystoseira amentacea* Bory du Péloponèse.

Le cas de cet élément néoendémique, d'origine atlantique, est à rapprocher de celui de l'élément atlantique, dont l'origine est la même.

Source MNHN Paris

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Ce mémoire, consacré à l'étude de la végétation marine de la Méditerranée occidentale, est le résultat de recherches entreprises sur la côte des Albères, entre Argelès et Cerbère. Il est divisé en trois parties.

La première est consacrée au milieu marin et à l'étude des différents facteurs agissant sur la répartition des algues.

Après avoir décrit (Chap. I) la topographie littorale, la géologie, la bathymétrie et la bathylithologie de la région explorée, j'étudie (Chap. II) le substratum en insistant sur l'indifférence des algues marines à l'égard de la nature chimique de celui-ci et sur l'importance de sa structure physique; puis, j'apporte mes observations personnelles sur l'épiphytisme des algues ainsi que sur les algues endophytes, parasites et endozoïques. Parmi ces dernières, j'insiste particulièrement sur les Cyanophycées spongicoles (Zoocyanelles).

Le Chapitre III est consacré à l'étude des mouvements de la mer et de l'agitation de l'eau. Si l'influence biologique de la marée est peu importante dans la Méditerranée, celle de l'agitation de l'eau est considérable et je mets en évidence l'action mécanique et l'influence de ce facteur sur la composition de l'eau et sa température.

L'étude de l'émersion et de son influence biologique constitue le Chapitre IV; j'y indique les différents modes d'adaptation à ce facteur.

La profondeur et la pression (Chap. V) ne semblent pas avoir en eux-mêmes une importance biologique particulière, et les différences considérables, existant entre la flore de surface et celle localisée en profondeur, doivent être attribuées à la réduction de l'éclairement et à la constance plus grande de la température. Un tableau résumant la répartition en profondeur de toutes les algues de la côte des Albères termine ce chapitre.

L'influence de la lumière (Chap. VI) est, au contraire, très importante. Après avoir rappelé nos connaissances sur ce sujet (Variations quantitatives et qualitatives de la lumière en fonction de la profondeur, etc.), j'étudie l'action biologique de ce facteur sur la répartition des algues, en particulier, la limite inférieure de la végétation marine dans différentes régions. L'étude de l'adaptation des algues

Source MNHN Paris

aux différents éclairements m'a conduit à faire quelques observations sur l'iridescence des algues et, en particulier, des Floridées. J'ai signalé de nouveaux exemples d'algues iridescentes et indiqué les caractères morphologiques, microchimiques et cytologiques des divers corps irisants des Floridées que l'on peut grouper sous quatre types (type *Callithamnion*, type *Laurencia*, type *Gastroclonium* et type *Ochtodes*). J'apporte également quelques observations personnelles sur le rapport entre la coloration pigmentaire des algues et l'intensité de l'éclairement qu'elles subissent, et j'attire l'attention sur la fréquence des Cyanophycées à phycoérythrine vivant en profondeur à Banyuls.

Le Chapitre VII est consacré à l'étude de la température de l'eau de mer à Banyuls (variations annuelles, nycthémérales, en fonction de la profondeur, etc.) et j'indique que l'écart annuel de la température de la mer dans la Méditerranée permet à la fois le développement, à des saisons opposées, d'espèces à affinités tropicales et d'espèces boréales.

L'étude de la composition chimique de l'eau de mer, qui constitue le Chapitre VIII, renferme mes observations sur la salinité et le pH des cuvettes littorales où les variations de ces facteurs sont considérables et influent d'une manière très notable sur la composition de la flore de ces cuvettes. Je fais également quelques remarques sur la teneur de l'eau de mer en oxygène et en matières organiques dissoutes.

La deuxième partie de ce mémoire est consacrée à l'étude de la végétation marine. Il débute par un historique de la phyto-océanographie méditerranéenne (Chap. IX) où je passe en revue tous les travaux, zoologiques ou botaniques, se rapportant à la répartition des plantes marines de la Méditerranée. Ce Chapitre se termine par un tableau de concordance des différentes classifications des zones ou étages, proposées par les différents auteurs.

Je présente ensuite (Chap. X) une nouvelle classification des divisions bionomiques en quatre étages (étages supralittoral, littoral, infralittoral supérieur et infralittoral inférieur), dont je justifie, par des exemples, les limites proposées. Je définis également les différents facies et modes et termine ce chapitre par quelques remarques sur les groupements végétaux marins.

Il n'existait pas, jusqu'ici, de classification logique des types biologiques d'algues marines réellement basée sur leur biologie, les classifications proposées jusqu'ici par divers auteurs étant uniquement morphologiques ou écologiques; aussi ai-je proposé une nouvelle classification fondée comme celle de RAUNKIAER, pour les végétaux terrestres, sur la durée de la vie des algues et sur l'état sous lequel elles passent la saison défavorable.

Source MNHN Paris

D'après cela, on peut diviser les algues marines en deux groupes principaux : les algues annuelles et les algues pérennantes. Les algues annuelles pouvant être subdivisées en Ephémérophycées, Eclipsiophycées et Hypnophycées, et les algues pérennantes en Phanérophycées, Chaméphycées, Hémiphanérophycées et Hémicryptophycées. Mes séjours au bord de la Méditerranée à toutes les époques de l'année m'ont permis de préciser le mode de vie et le type biologique de beaucoup d'espèces. C'est ainsi que le *Rissoella verruculosa*, considéré jusqu'ici comme une algue annuelle, est en réalité une algue pérennante hémicryptophycée, possédant un thalle charnu, discoïde, pérennant, appliqué sur les rochers, qui persiste seul à la fin de l'été et en automne pour donner naissance, en hiver, à de nouvelles frondes dressées annuelles.

Le Chapitre XII est consacré à l'étude des périodes de végétation des algues dans la région de Banyuls, comparées à ce qu'elles sont, pour les mêmes espèces dans d'autres régions (Manche en particulier). Certaines espèces estivales dans la Manche sont hivernales, dans la Méditerranée; d'autres, hivernales dans la Méditerranée, se rencontrent toute l'année dans la Manche.

J'étudie ensuite la phénologie des organes reproducteurs des algues sur la côte des Albères en donnant des tableaux de toutes les espèces que j'ai observées fertiles aux différentes saisons de l'année et en indiquant, pour chacune d'entre elles, la nature des organes reproducteurs observés.

Le Chapitre XIII, le plus volumineux, renferme l'étude des associations de plantes marines (Algues et Phanérogames) que j'ai reconnues dans la région de Banyuls. J'y étudie successivement, dans le facies rocheux et le facies meuble, les associations des étages supralittoral, littoral, infralittoral supérieur et infralittoral inférieur, en indiquant, pour chaque association, sa composition floristique, son aspect physionomique, les conditions écologiques nécessaires à son développement, ainsi que les exigences particulières de ses principaux constituants.

J'examine ensuite les variations de composition floristique et d'aspect qu'elles subissent au cours de l'année et, chaque fois que cela a été possible, j'établis des comparaisons avec ce que j'ai observé dans d'autres régions de la Méditerranée et avec les observations des auteurs ayant traité d'associations comparables à celles que je décris.

Aussi, l'étude de ces associations n'a pas seulement une portée locale, mais doit être considérée comme une étude d'ensemble de la végétation caractéristique de la Méditerranée occidentale, la côte des Albères étant prise comme exemple.

Source MNHN Paris

Un autre chapitre (Chap. XIV) est consacré à l'étude du groupement et de la superposition des associations (surtout de l'étage supralittoral et de l'étage littoral) en fonction de la topographie de la côte et du mode plus ou moins battu des stations. Des croquis schématiques, représentant des coupes de la côte, indiquent les principaux types de superposition observés.

La troisième partie de ce mémoire est consacrée à l'étude de la flore marine de la côte des Albères dont je donne (Chap. XV) un catalogue énumérant 496 espèces qui, à l'exception d'une quinzaine signalées par divers auteurs, ont toutes été récoltées par moi entre Argelès et Cerbère. Parmi ces espèces, 47 n'avaient pas encore été signalées dans la Méditerranée et 23 autres sont nouvelles pour la science.

De nombreuses autres espèces sont nouvelles pour les côtes françaises de la Méditerranée, mais avaient déjà été signalées dans cette mer, soit sur les côtes d'Italie, soit sur celles d'Espagne.

J'étudie ensuite les caractères de la flore de la côte des Albères en signalant l'absence d'un certain nombre d'espèces d'affinités tropicales, fréquentes dans la Méditerranée, mais qui paraissent manquer à Banyuls à cause de la température relativement faible de l'eau de mer en hiver. C'est à cette même cause qu'il faut attribuer l'existence à Banyuls d'espèces boréales telles que l'*Ulothrix pseudoflacca*, qui n'avait pas encore été signalé dans la Méditerranée.

L'étude du pourcentage du nombre des Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées existant sur la côte des Albères et dans diverses autres régions, ainsi que l'étude du rapport du nombre des Rhodophycées à celui des Phéophycées montrent que ces rapports sont relativement constants dans les limites d'une même région naturelle, mais varient considérablement ailleurs et peuvent permettre ainsi de caractériser la flore d'une région déterminée.

Enfin, un dernier chapitre (Chap. XVI) est consacré à l'étude des éléments de la flore marine de la Méditerranée que l'on peut diviser en éléments cosmopolite, pantropical, indo-pacifique, atlantique et endémique. L'étude de la chorologie d'un certain nombre d'espèces appartenant à ces différents éléments m'a permis d'indiquer leur origine probable.

*
**

Dans l'état actuel de la Phyto-océanographie, une étude comme celle-ci ne peut avoir la prétention d'être définitive. Comme je l'ai dit dans l'introduction, mon but a été, en étudiant monographiquement une région limitée, particulièrement favorable, de définir les principes

Source MNHN Paris

généraux de la phyto-océanographie avec l'espoir de pouvoir ultérieurement étendre à d'autres régions de la Méditerranée ces observations faites sur la côte catalane française. Celle-ci, malgré sa diversité, ne possède pas toutes les associations végétales marines existant dans la Méditerranée. Celles du facies meuble, en particulier, sont très mal représentées et la flore profonde, bien que très riche, s'arrête à une profondeur relativement peu considérable.

Il y aura lieu également de préciser, par des recherches expérimentales ultérieures, le rôle de certains facteurs dont le mode d'action est encore mal connu.

De même, nos connaissances morphologiques et biologiques sur les algues de la Méditerranée sont encore très imparfaites, et il serait souhaitable de voir les botanistes des pays riverains de la Méditerranée porter plus d'intérêt à l'étude de la flore marine de cette mer, berceau de l'Algologie, si variée et si intéressante, mais trop négligée actuellement.

La connaissance du domaine marin, si riche en formes végétales diverses, si particulier par ses conditions écologiques très différentes de celles du domaine aérien et même des eaux douces, nécessitera encore de nombreuses recherches.

Source MNHN Paris

Source : MNHN, Paris

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche I

1. — Aspect de la côte des Albères vue de la terrasse du Laboratoire Arago vers l'est. Au fond, le cap du Troc. Remarquer, au-dessus du niveau, le liseré blanc que forme le trottoir à *Tenarea tortuosa*. (8 juillet 1933.)

2. — L'anse du Troc. Exemple caractéristique d'une petite anse de la côte des Albères. Le fond de l'anse, formé de sable, est tapissé d'une prairie de *Posidonia oceanica*. (8 juillet 1933.)

Planche II

3. — Grotte marine de Cerbère. Au fond, le cap Cerbère. Au point où a été prise cette photographie, les parois et le plafond de la grotte sont tapissés de *Lithothamnium Lenormandi* et d'*Hildenbrandia prototypus*. (3 juillet 1934.)

4. — Grotte du Troc. Vue prise de l'entrée vers le fond. (30 juin 1933.)

Planche III

5. — Végétation littorale d'un rocher isolé près du cap l'Abeille. Remarquer le développement plus grand du trottoir à *Tenarea tortuosa*, ainsi que le niveau plus élevé qu'il occupe par rapport au niveau de la mer, sur la partie gauche du rocher, qui est la partie exposée au large. Le *Rissoella verruculosa*, très peu développé, forme une étroite ceinture noire interrompue çà et là au-dessus de la ceinture blanche du *Tenarea*. (10 juillet 1933.)

6. — Végétation littorale d'un autre rocher isolé près du cap du Troc. Les bords de ce rocher sont beaucoup moins accores que ceux du rocher de la photo 5. Noter le développement beaucoup plus grand du *Rissoella verruculosa* et la réduction du trottoir à *Tenarea tortuosa*. Au-dessus du *Rissoella*, le rocher est couvert de *Chtamalus stellatus*. Au premier plan, à droite, les individus supérieurs de l'association à *Cystoseira mediterranea* émergent entre deux vagues. (24 juin 1933.)

Planche IV

7. — Trottoir à *Tenarea tortuosa* particulièrement bien développé sur un rocher isolé au cap l'Abeille. (10 juillet 1933.)

8. — Détail du trottoir à *Tenarea tortuosa* vu par sa face supérieure émergée. Au centre, un individu âgé de *Nemalion helminthoides*. (Cap du Troc, 30 juin 1932.)

Source : MNHN, Paris

Planche V

9. — Rochers surplombants avec trottoir à *Tenarea tortuosa*, dont le niveau coïncide avec celui atteint par la vague qui déferle. (Cap du Troc, juin 1932.)

10. — Végétation littorale du cap du Troc. Au-dessus du niveau, ceinture de *Rissoella verruculosa* bien développée, puis *Tenarea tortuosa*. Au-dessous, association à *Cystoseira mediterranea*. Au premier plan, l'eau d'une cuvette infralittorale s'écoule pendant l'intervalle entre deux vagues. (Avril 1932.)

Planche VI

11. — Aspect printanier de l'association à *Rissoella verruculosa* (vers le haut) ; les individus de *Rissoella* sont encore jeunes et de couleur foncée. Au-dessus, ceinture à *Tenarea tortuosa* avec de grosses touffes spongieuses de *Bryopsis muscosa*. Au-dessous, association à *Cystoseira mediterranea*. (Cap du Troc, avril 1932.)

12. — Ceinture de *Rissoella verruculosa* et au-dessous *Cystoseira abrotanifolia* et Mélobésiées. Photographie prise dans une station moins battue que la précédente. La ceinture de *Rissoella*, très dense et formée d'individus de petite taille, est remarquablement étroite. Au-dessous, le trottoir à *Tenarea tortuosa* n'existe pas. Il en est de même de l'association à *Cystoseira mediterranea*. Les rochers situés au-dessous du *Rissoella*, émergeant entre deux vagues, sont recouverts de Mélobésiées en croûtes et de Corallinées, avec quelques touffes de *Cystoseira abrotanifolia*. A la limite supérieure du *Rissoella*, quelques *Porphyra leucosticta* persistent encore. (Ile Grosse, avril 1932.)

Planche VII

13. — Végétation des rochers battus. De haut en bas, ceinture de *Rissoella verruculosa*, association à *Nemoderma tingitanum* formant de larges plaques veloutées, confluentes. Au-dessous, association à *Corallina mediterranea*. (Cap du Troc, avril 1932.)

14. — *id.* De haut en bas : association à *Porphyra leucosticta*, puis association à *Rissoella verruculosa*, avec *Nemalion helminthoides*, surtout abondant au-dessus des *Rissoella*. Plus bas, association à *Nemoderma tingitanum* remarquablement bien développée. Au milieu, une petite touffe de *Gastroclonium clavatum*. Au-dessous, association à *Cystoseira mediterranea*. Entre les deux associations, à gauche, quelques jeunes *Padina pavonia*. L'absence complète du *Tenarea tortuosa* et la présence du *Padina pavonia* montrent qu'il s'agit d'une station relativement peu battue. (Cap Castell, 9 avril 1932.)

Planche VIII

15. — Détail de l'association à *Rissoella verruculosa* montrant sa densité et son homogénéité. Au centre, quelques individus de *Rissoella* sont couverts de cystocarpes. (Cap Doune, 3 juillet 1932.)

Source : MNHN, Paris

16. — *Rissoella verruculosa* et *Nemalion helminthoides* sur un rocher plat. Le *Rissoella* est localisé sur le bord supérieur du rocher. Le *Nemalion* recouvre la partie plane sur laquelle des Lithothamniées forment une croûte mince et continue. (Cap Castell, 9 avril 1932.)

Planche IX

17. — Trottoir à *Tenarea tortuosa* sur des rochers fortement battus, à Collioure (5 juillet 1934). De haut en bas : *Chtamalus stellatus*, *Rissoella verruculosa*, *Tenarea tortuosa* avec moules (*Mytilus gallo-provincialis*). Vers le bas du trottoir à *Tenarea*, grosses touffes de *Callithamnion granulatum* et de *Ceramium robustum*.

18. — Détail du trottoir à *Tenarea;* photographie prise au voisinage de la précédente. Abondance du *Mytilus gallo-provincialis* en partie recouvert par le *Tenarea*.
Vers le bas de la photographie (correspondant à la partie supérieure du sujet), quelques touffes de *Rissoella verruculosa* et quelques *Nemalion helminthoides;* ces derniers en voie de disparition. (Collioure, 5 juillet 1934.)

Planche X

19. — Ceinture de *Rissoella verruculosa* et trottoir à *Tenarea tortuosa*. Vue prise de la mer. (Environs du cap du Troc, juillet 1932.)

20. — Association à *Dictyopteris membranacea* et à *Phyllaria reniformis*, dans la grotte du Troc (6 juillet 1933), sur une paroi verticale. On distingue nettement : *Dictyopteris membranacea*, *Taonia atomaria* et *Dictyota dichotoma* var. *implexa*. Plus près du niveau, quelques touffes d'*Ulva lactuca* et association à *Corallina mediterranea*, avec *Falkenbergia Hillebrandii*. Au-dessus du niveau, croûtes de *Ralfsia verrucosa*.

Planche XI

21. — Détail de l'association à *Cystoseira mediterranea* exceptionnellement émergé. Sous le *Cystoseira*, on distingue, à droite de la photographie, le *Callithamnion granulatum*. (Cap du Troc, 24 juin 1933.)

22. — Jeune individu de *Cystoseira abrotanifolia* dans une cuvette isolée. (Cap du Troc, 24 juin 1933.)

Planche XII

23. — Cuvette littorale à *Enteromorpha compressa*. Autour de la cuvette, les rochers sont couverts de Balanes. (Collioure, 5 juillet 1934.)

24. — Cuvette à *Ulva lactuca* (anse du Troc, 8 juillet 1934). Remarquer le liseré blanc bordant la fronde de plusieurs individus. Ce liseré est dû à l'émission des zoospores ne laissant plus subsister que les membranes des cellules vides sur tout le pourtour de la fronde.

Source MNHN Paris

Planche XIII

25. — Cuvette littorale à eau dessalée et riche en matières organiques. Sa végétation est constituée uniquement par l'*Enteromorpha intestinalis*, en partie fixé au fond de la cuvette et en partie flottant. (Collioure, 5 juillet 1934.)

26. — Petite cuvette infralittorale à végétation variée. On distingue : *Cystoseira elegans*, *Halopteris scoparia*, *Ulva lactuca*. Sur le bord, en partie émergé : *Padina pavonia*. (Ile Grosse, 28 juin 1934.)

Planche XIV

27. — Cuvette à Lithothamniées dans une station très battue, à Collioure (10 juillet 1934). Autour de la cuvette, sur les rochers émergés, abondance de *Chtamalus stellatus*. A gauche, *Rissoella verruculosa*.

28. — Détail de la cuvette précédente. A droite, au-dessus du niveau, deux touffes de *Rissoella verruculosa*. Le fond de la cuvette est entièrement tapissé de Mélobésiées en croûte (*Lithothamnium Lenormandi*, *Lithophyllum incrustans*, *Lithophyllum* (?) *Notarisii*), qui recouvrent également les Patelles. Jeunes individus de *Tenarea tortuosa* en boules méandriformes, également fixées sur les Patelles. Nombreux Troques. Quelques touffes de *Ceramium robustum* (en particulier vers le bord de la photographie, à gauche).

Planche XV

29. — Grande cuvette profonde tapissée de *Cystoseira discors*. Tout autour, près du niveau, ceinture de Lithothamniées. Les rochers littoraux sont couverts de *Chtamalus stellatus*. (Collioure, 5 juillet 1934.)

30. — Petite cuvette sublittorale avec *Cystoseira abrotanifolia* (dominant) et *Cystoseira elegans* (vers le bas de la photographie). (Banyuls, 3 juillet 1934.)

Planche XVI

31. — Végétation des stations calmes et peu profondes : *Padina pavonia*, *Cystoseira abrotanifolia*, *Cladostephus verticillatus*, *Halopteris scoparia*, *Ulva lactuca*, *Liebmannia Leveillei*, etc.... (Casteillousous, 3 juillet 1932).

32. — Cuvette sublittorale communiquant avec la mer dans une fente profonde : *Dilophus Fasciola* abondant, *Padina pavonia*, *Dictyota implexa*, *Laurencia obtusa*. Sur la face la plus ombragée : *Dictyopteris membranacea*. Au-dessus du niveau (en haut sur la photographie), *Ralfsia verrucosa* formant des croûtes noires et *Tenarea tortuosa*. Nombreux Troques et Patelles. (Cap du Troc, 3 juillet 1932.)

Planche XVII

33. — Grands individus de *Cystoseira abrotanifolia* dont les rameaux pourvus de nombreux aérocystes flottent à la surface de l'eau en constituant un

Source : MNHN, Paris

écran au-dessous duquel se développe une flore sciaphile. (Ile Grosse, 8 juillet 1934.)

34. — Creux de rocher avec *Hypnea musciformis* (immergé). Sur les rochers émergés, *Rissoella verruculosa* à demi desséché, et, au-dessous, gazons spongieux de *Lophosiphonia obscura*. (Rech de Milan, 9 juillet 1934.)

Planche XVIII

35. — Creux de rocher dans une station calme et peu profonde avec *Padina pavonia*, *Halopteris scoparia* recouvert de *Falkenbergia Hillebrandii* en grosses touffes mamelonnées, *Taonia atomaria*, *Ulva lactuca*. A droite et en haut, ondulant dans le courant : *Asparagopsis armata*. (Anse du Troc, juin 1933.)

36. — Cuvette infralittorale en communication avec la mer et située en arrière de la ceinture du *Cystoseira mediterranea*. On distingue : *Cystoseira elegans* (couleur claire), *Dictyopteris membranacea*, *Dictyota implexa* (couleur foncée), *Asparagopsis armata* (en haut). (Cap du Troc, 24 juin 1933.)

Planche XIX

37. — *Padina pavonia* exceptionnellement émergé sur des rochers plats et abrités. (Ile Grosse, 28 juin 1934.)

38. — Touffe d'*Acetabularia mediterranea* sur une pierre dans une cuvette littorale isolée de la mer. (Collioure, 10 juillet 1934.)

Planche XX

39. — Prairie de *Posidonia oceanica* située à une profondeur relativement faible, sur le sable graveleux, entre des blocs de rochers sableux comme on en voit un à gauche, couvert de *Padina pavonia*. Les feuilles de Posidonies portent des Mélobésiées encroûtantes (*Melobesia farinosa* et *Lithophyllum* [*Dermatolithon*] *pustulatum*). Les nombreuses coquilles de Gastéropodes que l'on voit sur les feuilles de Posidonies sont habitées par des Pagures. (Anse du Sanatorium, 3 juillet 1933.)

40. — Prairie de *Posidonia oceanica* et de *Zostera marina* devant le Laboratoire Arago (juillet 1932). Les feuilles de ces deux monocotylédones sont couvertes d'épiphytes variés : Mesogloiacées, *Ectocarpus*, Diatomées, etc...

Source MNHN Paris

Source : MNHN, Paris

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ABBAYES (H. Des). — La végétation lichénique du Massif Armoricain. Etude chorologique et écologique. *Thèse, Paris*, 1934.

AGARDH (J.-G.). — Novitiae florae sueciae ex Algarum familia. *Lundae*, 1836.

AGARDH (J.-G.). — Algae maris Mediterranei et Adriatici. Observationes in diagnosin specierum et dispositionem generum. *Parisiis*, 1842.

AGARDH (J.-G.). — Florideernes Morphologi. *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar*, Bandet 15, N° 6, *Stockholm*, 1879.

AIMÉ. — Recherches expérimentales sur le mouvement des vagues. *Ann. Chim. et Phys.*, 3e sér., t. V, 1842.

ANCONA (U. d'). — Rapports sur la Biologie générale, I-VI. *Commission internat. pour l'explorat. scient. de la Méditerranée. Rapports et Procès verbaux des réunions*. Vol. II, 1927, p. 97. Vol. III, 1928, p. 55. Vol. IV, 1929, p. 77. Vol. V, 1930, p. 97. Vol. VI, 1931, p. 123.

ARDISSONE (Fr.). — Phycologia mediterranea, parte prime Floridee. *Varese*, 1883.

ARDISSONE (Fr.). — Phycologia mediterranea, parte II Oosporee, Zoosporee, Schizosporee. *Varese*, 1886.

ARDISSONE (Fr.). — Le Alghe cosmopolite. *Rendiconti del R. Instituto Lombardo*. Ser. II, vol. XXVII, fasc. XIX, 12 p., 1894.

ARDISSONE (Fr.) e STRAFFORELLO (J.). — Enumerazione delle Alghe di Liguria, 238 p., *Milano*, 1877.

ARESCHOUG (J.-E.). — Phyceae Scandinavicae Marinae sive Fucacearum nec non Ulvacearum quae in maribus paeninsulam scandinavicam alluentibus crescunt, descriptiones. *Upsaliae*, 1850.

ATKINS (W.-R.-G.). — The hydrogenous concentration of sea-water in its biological relations. *Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. (Plymouth)*. Vol. XII, p. 717, 1922.

ATKINS (W.-R.-G.). — The hydrogenous concentration of sea-water in its relation to photosynthetic changes. *Journ. Mar. Biol. Ass. U.K. (Plymouth)*. Vol. XIII, p. 93, 1923.

ATKINS (W.-R.-G.). — A quantitative consideration of some factors concerned in plant growth in water. Part. I and II. *Journal du Conseil perm. internat. pour l'explorat. de la Mer*. Vol. I, nos 2 et 3, p. 99-126, p. 197-226. *Copenhague*, 1926.

Source : MNHN, Paris

AULIN (F.-R.). — Anteckningar öfver Hafsalgernes geografiska utbredning i Atlantiska hafvet norr om Eqvatorn i Medelhafvet och Ostersjön. *Akademisk Afhandling*, 44 p., *Stockholm*, 1872.

AYRES (Arth.-H.). — The temperature coefficient of duration of life of *Ceramium temussimum*. *Botanical Gazette*. Vol. LVII, p. 65-69, 1916.

BAKER (Sarah). — The causes of the zoning of brown sea-weeds. *New Phytologist*, t. 8, p. 196-202, t. 9, p. 54-67. 1909-1910.

BATTERS (E.-A.-L.). — A catalogue of the british marine Algae being a list of all the species of sea-weeds known to occur on the shores of the British Islands with the localities where they are found. *Supplement to the Journal of Botany*, London, 1902.

BEAUCHAMP (P. de). — Aperçu sur la répartition des êtres dans la zone des marées à Roscoff. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. XXXIX, n° 3, p. 29-43, 1914.

BEAUCHAMP (P. de). — Les grèves de Roscoff. Etude sur la répartition des êtres dans la zone des marées. *Paris*, Lhomme, Edit., 1914.

BEAUCHAMP (P. de). — Etude de bionomie intercotidiale. Les îles de Ré et d'Yeu. *Archives de Zool. exper. et gén.*, t. 61. p. 455-520, 1923.

BEAUCHAMP (P. de) et LAMI (Rob.). — La bionomie intercotidiale de l'île de Bréhat. *Bull. biologique de la France et de la Belgique*, t. 55, p. 184-238, 1921.

BELL (H.-P.). — Seasonal disappearance of certain marine algae. *Transact. Nova-Scotia Inst. Sc.*, 17 (1), p. 1-5, 1925.

BERNER (L.). — Contribution à l'étude sociologique des Algues marines dans le golfe de Marseille. *Ann. du Musée d'hist. nat. de Marseille*, t. XXIV, Mém. I, p. 1-84, pl. 1-5, 1931.

BERNER (L.). — Sur l'épiphytisme chez *Digenea simplex* (Wulf.). *Ag. Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, n° 606, 1932.

BERTHOLD (G.). — Ueber die Vertheilung der Algen im Golf von Neapel, nebst einem Verzeichniss der bisher daselbst beobachteten Arten. *Mittheil. Zool. Stat. zu Neapel*, III Bd., 4 Heft, p. 393-536, 1882.

BERTHOLD (G.). — Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XIII, p. 690, 1882.

BOERGESEN (F.). — A contribution to the knowledge of the marine Algae vegetation of the coasts of the Danish west-indian islands. *Botanisk Tidsskrift*, XXIII Bind. 1 Hæfte, p. 49-57. *Kæbenhavn*, 1900.

BOERGESEN (F.). — An ecological and systematic account of the Caulerpas of the Danish West-Indies. *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter*, 7 Rk. *Natur. Mathem. Afd.*, n. 5, 1901.

BOERGESEN (F.). — Marine Algae. *Botany of the Faeröes*. Vol. II, p. 339-532. *Koebenhavn*, 1903.

BOERGESEN (F.). — Om Algevegetationen ved Faeroernes Kyster. En Plantegeografisk Undersoegelse. *Koebenhavn og Kristiania*, 1904.

BOERGESEN (F.). — The Algae vegetation of the Faeröese coasts. *Botany of the Faeröes*. Vol. III, p. 683-834. pl. XIII-XXIV, *Koebenhavn*, 1905.

Source MNHN Paris

BOERGESEN (F.). — The algal vegetation of the Lagcons in the Danish West-Indies. *Biologiske Arbejder Tilegnede Eug. Warming den 3 november 1911*, p. 41-56.

BOERGESEN (F.). — The marine Algae of the Danish West-Indies. Part. I, Chlorophyceae, p. 1-158, 1913. Part. II, Phaeophyceae, p. 159-222, 1914. Vol. II, Rhodophyceae, p. 1-498, 1915-1920. *Copenhagen*. (Reprinted from *Dansk Botanisk Arkiv*. Bd. 1-3).

BOERGESEN (F.). — The marine Algae of Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria. I. Chlorophyceae, *Det Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biologiske Meddelelser*, V. 3, 1925. II. Phaeophyceae, *ibid.*, VI, 2, 1926. III. Rhodophyceae, part. I, Bangiales and Nemalionales, *ibid.*, VI, 6, 1927. III. Rhodophyceae, part. II, Cryptonemiales, Cigartinales and Rhodymeniales, *ibid.*, VIII, 1, 1929. III. Rhodophyceae, part. III, Ceramiales, *ibid.*, IX, 1, 1930.

BOERGESEN (F.). — On *Rosenvingea stellata*, a new indian alga and on an interesting algal vegetation in which this species is a characteristic constituent. *Dansk Botanisk Arkiv*, Bd. 5, Nr. 6, 1928.

BOERGESEN (F.). — Some marine Algae from the northern part of the Arabian sea with remarks on their geographical distribution. *Det Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biologiske Meddelelser*, XI, 6, 72 p., 2 pl., 1934.

BOERGESEN (F.). — A List of marine Algae from Bombay. *Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Medd.*, XII, 2, 1935.

BOERGESEN (F.) and JONSSON (H.). — The distribution of the marine Algae of the Artic-sea and of the northernmost part of the Atlantic. *Botany of the Faeröes*. Vol. III, append., *Koebenhavn*, 1905.

BORNET (Ed.). — Les Algues de P.K.A. Schousboe récoltées au Maroc et dans la Méditerranée de 1815 à 1829. *Mém. Soc. nationale des sc. nat. et mathém. de Cherbourg*, t. XXVIII, p. 165-376, pl. I-III, 1892.

BORNET (Ed.) et FLAHAULT (Ch.). — Liste des Algues marines récoltées à Antibes. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. XXX, 1883.

BORY DE SAINT-VINCENT. — Histoire des Hydrophytes ou plantes agames des eaux, récoltées par MM. D'URVILLE et LESSON dans leur voyage autour du monde sur la corvette de Sa Majesté, « La Coquille ». *Paris*, 1829.

BOUNHIOL (J.-P.). — Essai sur le régime thermique des eaux littorales superficielles dans la Méditerranée algérienne. *Ann. Inst. Océanogr.*, I, fasc. 9, 1910.

BRAUN-BLANQUET (J.) et PAVILLARD (J.). — Vocabulaire de Sociologie végétale, 3e édition, *Montpellier*, 1928.

BROWN (Lola-B.). — Experiment with marine Algae in fresh water. *Puget Sound Mar. Station Publi.* Vol. 1, n° 6, p. 31-34, 1915.

BUEN (Rafael de) y NAVARRO (Francisco de P.). — Condiciones oceanographicas de la costa catalana entre la frontera francesa y el Golfo de San Jorge (Campañas del « Xauen » en marzo de 1933 y de 1934). *Instituto Español de Oceanografia. Trabajos*, n° 14, Madrid, 1935.

CAMOUS (A). — Nouvelle édition augmentée de la liste des Algues marines de Nice. *Nice, Imprimerie de l'Eclaireur de Nice*, 27 p., 1921.

Source MNHN Paris

CAREY (A) and OLIVER (F.-W.). — Tidal Lands, a study of shore problems. 284 p., 24 pl. *London*, 1918.

CASTAGNE (L.). — Catalogue des plantes qui croissent naturellement aux environs de Marseille. *Aix*, 1845.

CASTAGNE (L.). — Supplément au catalogue des plantes qui croissent naturellement aux environs de Marseille. *Aix*, 1851.

CELAN (Marie). — Notes sur la Flore algologique du Littoral roumain de la mer Noire. I, *Bull. de la Sec. scient. de l'Académie Roumaine*, XVIIe année, n°s 5-6, 1935. II, *ibid.*, XVIIe année, n°s 9-10, 1935. III, *Memoiile Sectiunii Stiintifice Acad. Rom.*, Ser. III, T. XII, Mem. 3, 1936.

CHADEFAUD (M.). — Le Cytoplasme des Algues vertes et des Algues brunes, ses éléments figurés et ses inclusions. 286 p., 38 pl., *Thèse, Paris*, 1935.

CHALON (J.). — Herborisations à Banyuls. *Bull. Soc. roy. de Botanique de Belgique*, t. XXXIX, p. 26-36, 1900.

CHALON (J.). — Liste des Algues marines observées jusqu'à ce jour entre l'embouchure de l'Escaut à la Corogne incl. Iles anglo-normandes. *Anvers*, 1905.

CHAUCHARD (Paul). — Les facteurs de variation du pouvoir réducteur de l'eau de mer. (Etude comparative de la teneur des eaux marines en matières organiques dissoutes.) *Ann. Inst. Océanogr. nouv. ser.*, tome XV, p. 329-410, 1935.

CHAUVIN (J.-F.). — Recherches sur l'organisation, la fructification et la classification de plusieurs genres d'Algues avec la description de quelques espèces inédites ou peu connues. *Caen*, 1842.

CHEMIN (E.). — Aspect de la végétation des Floridées marines sur les côtes du Calvados en avril 1914. *Ass. Fr. pour l'avancement des Sciences. Congrès du Havre*, 1914.

CHEMIN (E.). — Flore algologique de Luc-sur-Mer et environs. *Ann. sc. nat., Bot.*, 10e sér., t. V, p. 21-94, 1923.

CHEMIN (E.). — Multiplication végétative et dissémination chez quelques algues floridées. *Trav. de la Stat. de Biologie mar. de Roscoff*, fasc. 7, 61 p., 1928.

CHEMIN (E.). — Influence de la lumière sur la végétation des Algues. *Bull. du Lab. marit. de Saint-Servan*, fasc. V, p. 20-21, 1930.

CHEMIN (E.). — Influence de l'intensité lumineuse sur le développement des spores de *Nemalion multifidum* J. Ag. *Vol. jubil. L. Mangin*, p. 63-69, 1931.

CHERMEZON (H.). — Aperçu sur la végétation du littoral asturien. *Bull. Soc. Linnéenne de Normandie*, 7e sér., t. III, p. 159-213, 1920.

COLLINS (F.-S.) and HERVEY (A.-B.). — The Algae of Bermuda. *Proceed. of the Am. Acad. of Arts and Sc.* Vol. 53, n° 1, 1917.

COTTON (A.-D.). — On the growth of *Ulva latissima* in excessive quantity with special reference to the *Ulva* nuisance in Belfast Lough. *Seventh Report of the Roy. Commission on Sewage disposal.* App. 4, p. 3-23, 1911.

Source MNHN Paris

COTTON (A.-D.). — Clare Island Survey. Part 15. Marine Algae. *Proceedings of the Royal Irish Academy*. Vol. XXXI, p. 1-178, pl. I-XI, 1912.

COTTON (A.-D.). — Sea-weeds; in TANSLEY (A.-G.) and CHIPP (T.-F.). Aims and methods in the study of vegetation, p. 186-193, *London*, 1926.

CUÉNOT (L.). — La genèse des espèces animales. 3e édit., *Paris*, 1932.

CUÉNOT (L.). — La Seiche commune de la Méditerranée. Etude sur la naissance d'une espèce. *Arch. zool. exper. et gen.*, t. 75, p. 319-330, 1933.

CUÉNOT (L.). — L'Espèce. *Encyclopédie Scientifique*. G. Douin et Cie, Edit., *Paris*, 1936.

DANGEARD (P.-A.). — Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne et les question qui s'y rattachent. *Le Botaniste*, ser. XIX, p. 1-418, pl. I-X, 1927.

DANGEARD (P.). — Recherches sur les *Bangia* et les *Porphyra*. *Le Botaniste*, ser. XVIII, fasc. I-IV, p. 183-232, pl. VIII-XII, 1927.

DANGEARD (P.). — Sur le développement des spores chez quelques *Porphyra*. *Vol. jubil. L. Mangin*, p. 85-96, *Paris*, 1931.

DANGEARD (P.). — Traité d'Algologie. Introduction à la Biologie et à la Systématique des Algues. *Paris*, 1933.

DAVIS (B.-M.). — General Characteristics of the Algal Vegetation of Buzzards Bay and Vineyard Sound in the Vicinity of Woods Hole. A Biological Survey of the waters of Woods Hole and Vicinity. Part. I, Sect. II. Botanical. *Bull. of the Bureau of Fisheries*, vol. XXXI, Part. I, 1901, p. 443-544, *Washington*, 1913.

DAVIS (B.-M.). — A Catalogue of the marine Flora of Woods Hole and Vicinity. A Biological Survey of the waters of Woods Hole and Vicinity. Sect. IV. *Bull. of the Bureau of Fisheries*, vol. XXXI, Part. II, 1911, p. 795-833, *Washington*, 1913.

DAVY DE VIRVILLE (Ad.). — Sur la répartition en zone du *Rivularia bullata* Berk. C. *R. Acad. Sc.*, t. 191, p. 1021, 1930.

DAVY DE VIRVILLE (Ad.). — Les zones de lichens sur le littoral atlantique. *Bulletin de Mayenne-Sciences*, 1931-1932, 34 p., 8 pl., *Laval*, 1931.

DAVY DE VIRVILLE (Ad.). — Recherches écologiques sur la flore des flaques du littoral de l'océan Atlantique et de la Manche. *Revue génér. de Bot.*, t. 46 et 47, 1934-1935.

DEBEAUX (O.). — Enumération des Algues marines du littoral de Bastia (Corse). *Rev. des sc. nat.*, 1874.

DEBRAY (F.). — Catalogue des Algues du Maroc, d'Algérie et de Tunisie. *Alger*, 1897.

DECROCK (E.). — Esquisse phytogéographique d'un coin de Provence. *Encyclop. du département des Bouches-du-Rhône*, t. XII, *Marseille*, 1914.

DENIS (M.). — Revue des travaux parus sur les Algues de 1910 à 1920. *Rev. gén. de Botanique*, t. XXXVII et XXXVIII, 1925-1926.

DÉPÉRET et MENGEL (O.). — Carte géologique de la France. Feuille de Céret, n° 258, 1911.

DE TONI (G.-B.). — Annotazioni di Floristica marina. I-III. *R. Comit. Talassogr. ital.*, Mem. XXX, *Venezia*, 1913.

Source MNHN Paris

De Toni (G.-B.). — Alcune considerazioni sulla Flora marina. *Nuova Notarisia*, ser. XXVII, p. 57-103, 1916.

De Toni (G.-B.). — Annotazioni di Floristica marina. 4. *Thuretella Schousboei* (Thur.) Schmitz. *R. Comit. Talassogr. ital.*, Mem. 58, *Venezia*, 1917.

De Toni (G.-B.). — Materiali per la fenologia degli organi di riproduzione delle Floridee mediterranee. I. Ceramiaceae. *R. Comit. Talassogr. ital.*, Mem. LXXXIX, *Venezia*, 1922.

De Toni (G.-B.). — Materiali per la fenologia degli organi di riproduzione delle Floridee mediterranee. II. Gloiosiphoniaceae, Grateloupiaceae, Dumontiaceae, Nemastomaceae. *R. Comit. Talassogr. ital.*, Mem. CVI, *Venezia*, 1923.

Donati (Vitaliano). — Della storia naturale marina dell' Adriatico, 81 p., IX pl., *Venezia*, 1750.

Drude (O.). — Manuel de géographie botanique, traduit par G. Poirault. *Paris*, Klincksieck, Edit., 1897.

Du Rietz (G.-E.). — *Porphyra linearis* Grev. vid Norges Västküst. *Botaniska Notiser*, p. 141-148, 1923.

Du Rietz (G.-E.). — Algbälten och vattenständsväxlingar vid svenska Osterjökusten. *Botaniska Notiser*, p. 421-432, 1930.

Du Rietz (G.-E.). — Life-forms of terrestrial flowering plants I. *Acta phytogeographica Suecia*, III, 1, *Uppsala*, 1931.

Du Rietz (G.-E.). — Zur Vegetationsökologie der ostschwedischen Küstenfelsen. *Beihefte zum Bot. Centralbl.*, Bd. XLIX, Erg.-Bd., p. 61-112, Taf. I-III, 1932.

Ekman (Sven). — Tiergeographie des Meeres. *Leipzig*, 1935.

Ercegovic (Ante). — Ekoloske I Socioloske Studije o Litofitskim Cijanoficejama sa jugoslavenske Obale Jadrana. *Prestampano iz 244 knjige « Rada » Jugoslavenske akademije znanosti i umjetnosti*, p. 129-220, tab. I-IV, 1932.

Ercegovic (Ante). — Etudes écologiques et sociologiques des Cyanophycées lithophytes de la côte yougoslave de l'Adriatique. *Bull. Internat. de l'Acad. Yougoslave des Sc. et des Arts, classe des sc. math. et nat.* Vol. 26, p. 33-36, *Zagreb*, 1932.

Ernst (A.). — *Siphoneen*-studien. III. Zur Morphologie und Physiologie der Fortpflanzungszellen der Gattung *Vaucheria* DC. *Beihefte Bot. Centralbl.*, Bd. XVI, p. 367-382, pl. 20, 1904.

Faber (F.-C. von). — Ueber die organisation und Entwicklung der irisirenden Körper der Florideen. *Zeitschr. fur Bot.*, Bd. V, p. 801, 1913.

Fage (L.). — Remarques sur la distribution géographique des Araignées marines « Desis, Desidiopsis ». *C. R. du Congrès de l'AFAS*, Liége, 1924, p. 977.

Falkenberg (P.). — Die Meeresalgen des Golfes von Neapel. *Mittheil. der Zool. Stat. zu Neapel*, I Bd., III Heft, p. 218-277, 1878.

Farlow (W.-J.). — Marine Algae of New England and adjacent coast. *Report of U. S. Fish Commission for 1879*. Washington, 1881.

Source MNHN Paris

FELDMANN (J.). — Note sur quelques Algues marines de Banyuls. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. 76, p. 785-793, 1929.

FELDMANN (J.). — Contribution à la flore algologique marine de l'Algérie. Les algues de Cherchell. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, t. XXII, p. 179-254, pl. VII-XII, 1931.

FELDMANN (J.). — Sur deux Volvocacées nouvelles pour la Flore française. *Revue Algol.*, t. VI, fasc. 1, p. 88-89, 1931.

FELDMANN (J.). — Note sur quelques Algues marines de Tunisie. *Stat. Océanogr. de Salammbô, Notes* n° 24, 20 p., 1931.

FELDMANN (J.). — Sur la répartition dans la Méditerranée occidentale du *Melanopsamma Tregoubovii* Ollivier var. *Cystoseirae* Oll. Pyrénomycète parasite du *Cystoseira abrotanifolia* J. Ag. *Rev. Algol.*, t. VI, p. 225-226, 1932.

FELDMANN (J.). — Sur la biologie des *Trichodesmium* Ehrenberg. *Revue Algol.*, 1932, t. VI, p. 357-358.

FELDMANN (J.). — Sur quelques Cyanophycées vivant dans le tissu des éponges de Banyuls. *Archives de Zoologie exper. et gén.*, t. 75, fasc. 25, p. 381-404 (*Protistologica*, n° XLI), 1933.

FELDMANN (J.). — Contribution à la Flore algologique marine de l'Algérie (Fascicule 2). *Bull. Soc. d'Hist. nat. Afrique du Nord*, t. 24, p. 360-366, 1933.

FELDMANN (J.). — Les Laminariacées de la Méditerranée et leur répartition géographique. *Bull. des Travaux publiés par la Station d'Aquiculture et de Pêche de Castiglione*, 1932, 2e fasc., p. 143-184, 1934.

FELDMANN (J.). — Algae marinae mediterraneae novae. *Bull. Soc. d'Hist. nat. Afrique du Nord*, t. 26, p. 362-369, 1935.

FELDMANN (J.) et DAVY DE VIRVILLE (Ad.). — Sur les relations entre les conditions physiques et la flore des flaques littorales de la côte des Albères. *C. R. Acad. Sc.*, t. 197, p. 870-871, 1933.

FELDMANN (J.) et DAVY DE VIRVILLE (Ad.). — Les conditions physiques et la végétation des flaques littorales de la côte des Albères. *Rev. gén. de Botanique*, t. 45, p. 621-655, pl. XX-XXIV, 1933.

FELDMANN (J.) et LAMI (R.). — Sur la végétation de la Mangrove à la Guadeloupe. *C. R. Acad. Sc.*, t. 203, n° 17, p. 883, 1936.

FELDMANN (J.) et LAMI (R.). — Sur la végétation marine de la Guadeloupe. *C. R. Acad. Sc.*, t. 204, n° 3, p. 186, 1937.

FONTAINE (M.). — Recherches expérimentales sur les réactions des êtres vivants aux fortes pressions. *Ann. Inst. Océanogr. Nouv. sér.*, t. VIII, fasc. I, p. 1-99, 1930.

FERRONIÈRE (G.). — Etudes biologiques sur la faune supralittorale de la Loire-Inférieure. *Bull. Soc. sc. nat. Ouest*, t. XI, p. 1-451, pl. I-VI, 1 carte, *Nantes*, 1901.

FISCHER (Ed.). — Recherches de Bionomie et d'Océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche. *Ann. Inst. Océanogr., nouv., sér.*, t. V, fasc. III, p. 203-429, *Paris*, 1929.

Source MNHN Paris

FLAHAULT (Ch.). — La Flore et la Végétation de la France *in* Flore descriptive et illustrée de la France, par l'Abbé H. COSTE, t. I, p. 1-52, *Paris*, 1901.

FLAHAULT (Ch.). — *Zostera*, *Cymodocea* et *Posidonia in* O. VON KIRCHENER, E. LOEW und C. SCHRÖTER, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I, Abt. 1, p. 516-543, 1908.

FORBES (E.). — Report on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea and on their distribution considered as bearing on Geology. *Report of the British Association for the advancement of Science*, 1843.

FORBES (E.) and GODWIN-AUSTEN (R.). — The natural history of the European Seas. *London*, 1859.

FORTI (A.). — Nuove segnalazioni di Alghe passivamente trasportate a traverso al canale di Suez, poi naturalizzate. *Nuovo giornale bot. ital.*, nuov. ser., vol. XXXIV, p. 1444-1451, tav. XX-XXV, 1928.

FOSLIE (M.). — Contribution to knowledge of the Marine Algae of Norway. I East-Finmarken. *Tromsö Museums Aarshefter*, XIII, 186 p., pl. 1-3, *Tromsö*, 1890.

FOSLIE (M.). — Contribution to a Monograph of the Lithothamnia after the author's death collected and edited by Henrik PRINTZ. *Det Kongelige Norske Videnkabers Selskabs Museet. Trondhjem*, 60 p., 75 pl., 1929.

FOSTER (G.-L.). — Indications regarding the source of combined nitrogen for *Ulva lactuca*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, I, p. 229-235, 1914.

FOTT (B.). — Stades persistants de *Bryopsis muscosa* Lamouroux. *Z Vèstniku Král Ces. Spol. Nauk.*, Tr. II, Roc. 1933.

FOWLER (G.-H.) and ALLEN (E.-J.). — Science of the Sea, 2nd edit. *Oxford*, Clarendon Press, 1928.

FRÉMY (P.). — Cyanophycées vivant dans le thalle des *Codium*. *C. R. Acad. Sc.*, t. 195, p. 1413-1414, 1932.

FRÉMY (P.). — Cyanophycées des côtes d'Europe. *Mémoires de la Soc. des Sc. nat. et mathém. de Cherbourg*, t. 41, p. 1-235, pl. 1-66, 1934.

FUNK (G.). — Zur Geschichte botanischer Forschung an der zoologischen Station zu Neapel, 1872-1922. *Berichten der Deutsch. Bot. Gesellsch.*, Bd. XL, Heft 7, p. 221-240, 1922.

FUNK (G.). — Die Algenvegetation des Golfs von Neapel nach neueren ökologischen Untersuchungen. *Publicazzioni della Stazione Zoologica di Napoli*. Vol. 7, supplemento, 507, p., 20 pl., 1927.

GABRIEL (C.). — Recherches sur la biologie d'une algue volvocacée. *C. R. Soc. Biol.*, t. 91, p. 307-308, 1924.

GAIDUKOW (N.). — Die Farbe der Algen und des Wassers. *Hedwigia*, Bd. XLIII, Heft 2, 1904.

GAIN (L.). — La Flore algologique des régions antarctiques et subantarctiques. *Deuxième Expédition Antarctique Française du Dr J. Charcot* (1908-1910), 218 p., VIII pl. *Paris*, 1912.

GAUSSEN (H.). — Documents pour la carte des productions végétales. Végétation des Albères orientales. *Bull. Soc. hist. nat. de Toulouse*, t. LIII, p. 197-238, 1925.

Source MNHN Paris

GAUSSEN (H.). — Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. Sol, climat, végétation. Documents pour la carte des productions végétales. *Paris*, Lechevalier, 1926.

GAUSSEN (H.). — Géographie des Plantes. *Paris*, 1933.

GAUSSEN (H.). — Géographie botanique et agricole des Pyrénées-Orientales. Documents pour la carte des productions végétales. Série : Pyrénées. Tome: Roussillon. Vol. I, *Paris*, 1934.

GAUTHIER-LIÈVRE (Mme H.). — Schizophycées littorales de la petite Syrte (Tunisie) récoltées par M. SEURAT au cours de ses derniers voyages (1922-1923). *Bull. de la Soc. d'Hist. Nat. Afr. du Nord*, t. XV, p. 129-130, 1924.

GINZBERGER (A.). — Der Einfluss der Meereswassers auf die Gliederung der Süddalmatinischen Küstenvegetation. *Osterreichischen Bot. Zeitschr.*, Jahrg. 1925, n. 1-3, p. 1-14, pl. 1.

GISLÉN (Torsten). — Epibiose of the Gullmar Fjord. A Study in Marine Sociology, I & II. *Kristinebergs Zoologiska Station*, 1877-1927. *Skrift. serie utgiven av K. Svenska Vetenskapsakad.*, nr. 3, p. 1-123, nr. 4, p. 1-380, pl. 1-6, 1 carte, *Uppsala*, 1930.

GOOR (A.-C.-J. VAN). — Die Holländischen Meeresalgen. *Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen to Amsterdam (Tweede sectie)*, Deel XXIII, n° 2, 1923.

GRAN (H.). — Kristiania fjordens Algeflora. *Videnskabsselsk. Skrifter*, I, Math. naturv. Klasse, 1896, n° 2, 1897.

GRAN (H.). — Algevegetationen i Tönsbergs fjorden. *Videnskabsselskabets Forhandl.*, 1893, Part. 2, n° 7, 38 p., *Kristiania*, 1893.

GREIN (K.). — Untersuchungen über das Absorption des Lichtes im Seewasser, I-II. *Ann. Inst. Oceanogr.*, t. V et VI, 1913-1914.

GREVILLE (R.-K.). — Algae Britannicae or Descriptions of the marine and other inarticulated plants of the British Islands belonging to the order of Algae. *Edinburgh*, 1830.

GRUBB (V.-M.). — Observations on the Ecology and Reproduction of *Porphyra umbilicalis* (L.) J. Ag. *Rev. Algol.*, t. I, p. 223-234, 1924.

GUILLIERMOND (A.), MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.). — Traité de Cytologie végétale, *Paris*, 1933.

HAMEL (G.). — Sur la limite de la végétation dans la Manche d'après les dragages effectués par le « *Pourquoi-pas ?* ». *C. R. Acad. Sc.*, 28 mai 1923, p. 1568-1570.

HAMEL (G.). — Floridées de France. Bangiales. *Rev. Algol.*, t. I, p. 278-292-426-457, 1925.

HAMEL (G.). — Quelques algues rares ou nouvelles pour la flore méditerranéenne. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, t. XXXII, p. 420, 1926.

HAMEL (G.). — La répartition des algues à Saint-Malo et dans la Rance. *Travaux du Laboratoire Maritime du Muséum de Saint-Servan*, fasc. III, 1928.

HAMEL (G.). — Floridées de France. Némalionales, *Rev. Algol.*, t. III et V, 1928-1930.

Source MNHN Paris

HAMEL (G.). — Chlorophycées des côtes françaises, 1931. Extr. *Rev. Algol.*, t. I-V, 1925-1931.

HAMEL (G.). — Phéophycées de France, fasc. 1, p. 1-80, 1931; fasc. 2, p. 81-176, 1935.

HAMEL (G.) et LAMI (Rob.). — Liste préliminaire des Algues récoltées dans la région de Saint-Servan. *Trav. du Laborat. marit. du Muséum à Saint-Servan*, fasc. VI, 1931.

HANSTEEN (B.). — Algeregioner og algeformationer ved den norske vestkyst. *Nyt Magazin for Naturvidenskaberne*, Bd. 32, p. 340-363, *Kristiania*, 1892.

HARIOT (P.). — Flore algologique de la Hougue et de Tatihou. *Ann. Inst. Océanogr.*, t. IV, fasc. 5, 1912.

HARVEY (H.-W.). — Biological Chemistry and Physics of sea-water. *Cambridge University Press*, 1928.

HARVEY (W.-H.). — Phycologia Britannica, 4 vol. *London*, 1846-1851.

HARVEY (W.-H.). — Nereis Boreali-Americana. Part. I, Melanospermae. *Smithsonian Contrib. to knowl.*, vol. III, 1852. Part. II, Rhodospermae, *ibid.*, vol. V, 1853. Part. III, Chlorospermae, *ibid.*, vol. X, 1858.

HOYT (W.-D.). — The marine Algae of Beaufort N. C. and adjacent regions. *Bull. Bur. of Fisheries*, 36 (Document n° 886), 1917-1918 (1920), p. 368-556, pl. 84-109.

HOYT (W.-D.). — Periodicity in the production of the sexual cells of *Dictyota dichotoma*. *The Botanical Gazette*, t. 43, p. 383-392, 1907.

HÖFLER (K.). — Hypotonietod und osmotische Resistenz einiger Rotalgen. *Osterreichisch. botanischen Zeitschr.*, Jahrg 80, Helft 1, p. 51-71, 1931.

HEYDRICH (F.). — Einige neue Melobesieen der Mittelmeeres. *Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, Jahrg. 1899, Bd. XVII, Helft 6, p. 221-227, taf. XVII.

HESSE (R.). — Tiergeographie auf okologischer Grundlage. *Jena*, 1924.

HAUCK (F.). — Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreichs. Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Bd. 2. *Leipzig*, 1885.

HAYRÉN (E.). — Ueber die Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Twärminne. *Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica*, t. XXXIX, 1914.

HOWE (M.-A.). — Some midwinter Algae of Long Island sound. *Torreya*, t. 14, p. 97-101, 1914.

HOWE (M.-A.). — Algae in N.-L. BRITTON and C.-F. MILLSPAUGH. The Bahama Flora, p. 553-626, *New-York*, 1920.

ISSEL (R.). — Vita latente per concentrazione dell' acqua (anabiosi osmotica) e biologia delle pozze di scogliera. *Mitteil. Zool. Stat. zu Neapel*, 22 Bd., p. 191, 1914.

ISSEL (R.). — Biologia marina. Forme e fenomeni della vita nel mare illustrati della scogliera mediterranea. Manuali Hoepli, *Milano*, 1918.

JACOBSEN (J.-P.). — The amount of Oxygen in the water of the Mediterranean. *Report of the Danish Oceanographical Expedition 1908-1910 to the Mediterranean and adjacent seas*, vol. 1, n° 5, p. 209-236, 1912.

Source MNHN Paris

JOHNSON (D.-S.) and SKUTCH (A.-F.). — Littoral vegetation on a headland of Mt Desert Island, Maine. I, Submersible or strictly littoral vegetation. II, Tidepools. III, Adlittoral or non submersible vegetation. *Ecology*, vol. 9, p. 188-215, 307-338, 429-448, 1928.

JOHNSON (D.-S.) and YORK (H.-H.). — The relation of Plants to tide levels. *Carnegie Inst. of Washington Publ.*, n° 206, 1915.

JÖNSSON (B.). — Beiträge zur Kenntniss des Dickenzuwachses der Rhodophycéen. *Lunds Univ. Arsskr.*, t. XXVII, p. 1-41, pl. I-II, 1891.

JÓNSSON (Helgi). — The marine algal vegetation of Iceland. *The Botany of Iceland*, part. I, p. 1-186. *Copenhagen*, 1912.

JOHNSTONE (J.). — An introduction to Oceanography with special reference to Geography and Geophysics. University Press. *Liverpool*, 1923.

JOUBIN (L.). — La répartition des animaux marins sur les côtes françaises de la Méditerranée. *Bull. du Musée Océanogr. de Monaco*, n° 74, 25 p., *Monaco*, 1906.

JOUBIN (L.). — Recherches sur la distribution océanographique des végétaux marins de Roscoff. *Ann. Inst. Océanogr.*, t. 1, fasc. 1, 17 p., 9 cartes noires, 1 carte col., 1909.

JOUBIN (L.). — Eléments de Biologie marine. *Paris*, 1928.

KJELLMAN (F.-R.). — Végétation hivernale des Algues à Mosselbay (Spitzberg) d'après les observations faites pendant l'expédition suédoise en 1872-73. *C. R. Acad. Sc.*, t. LXXX, p. 474, 1875.

KJELLMAN (F.-R.). — Ueber die Algenvegetation des Murmanschen Meeres an der Westküste von Nowaja-Semlja und Wajgatsch. *Nova acta Reg. Soc. Ups.*, sér. III, *Upsala*, 1877.

KJELLMAN (F.-R.). — Ueber Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skagerrack. Nebst einigen Bemerkungen über das Verhaltniss der Bohuslän' schen Meeres Algenvegetation zu der Norwegischen. *Bihang till K. Svenska vet. Akad. Handlingar*, Bd. 5, *Stockholm*, 1878.

KJELLMAN (F.-R.). — The Algae of the Arctic Sea. A survey of the species together with an exposition of the general characters and the development of the Flora. *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar*. Bandet 20, n° 5, *Stockholm*, 1883.

KLUGH (A.-B.). — Factors controlling the biota of tidepools. *Ecology*, vol. 5, p. 192-196, 1924.

KLUGH (A.-B.). — Ecological photometry and a new instrument for measuring light. *Ecology*, vol. 6, n° 3, p. 203-237, pl. III, 1925.

KNIGHT (M.) and PARKE (M.-W.). — Manx Algae. An Algal survey of the South end of the Isle of Man. *L.M.B.C. Memoirs*, XXX, *Liverpool*, 1931.

KNY (L.). — Ueber die Morphologie von *Chondriopsis coerulescens* Crouan und die dieser Alge eigenen optischen Erscheinungen. *Monatsberichte der Königl. Akad. der Wissenschaften zu Berlin*, t. 35, p. 423-439, 1 pl., 1870.

KUCKUCK (P.). — Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen herausgegeben von der Kommis-*

Source MNHN Paris

sion zu Untersuchung der deutschen Meere in Kiel und der Biol. Anstalt auf Helgoland. I, Neue Folge, I Bd., p. 225-263, 1894. II, N.F., II Bd. Helft 1, p. 371-400, 1897.

KUCKUCK (P.). — Beiträge zur Kenntnis des Meeresalgen. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchung*, 1-4, N. F., II Bd., Helft 1, p. 325-370, Taf. VII-XIII, 1897. 5-9, N. F., III Bd., Abt. Helgoland, Helft 1, p. 11-82, Taf. II-VIII, 1899. 10-13, N. F., V. Bd., Abt. Helgoland, Helft 3, p. 115-226, Taf. IV-XIII, 1912.

KYLIN (H.). — Studien über die Algenflora der Schwedischen Westküste. *Akadem. Abhandl., Upsala*, 1907.

KYLIN (H.). — Zur Kenntnis der Algenflora der Norwegischen Westküste. *Arkiv för Botanik*, Bd. 10, n° 1, p. 1-37, 1910.

KYLIN (H.). — Svenska västkustens algregioner. *Svensk Botanisk Tidskrift*, Bd. 12. H. 1, p. 65-90, 1918.

LABBÉ (A.). — La notion du pH en océanographie et en biologie marine. *Ann. Inst. Océanogr.*, nouv. sér., t. XII, fasc. V, p. 217-344, 1932.

LAMI (Rob.). — Sur l'hétérogénéité de quelques caractères physiques des cuvettes littorales. C. *R. Acad. Sc.*, t. 198, n° 17, p. 1528-1529, 1934.

LAMI (Rob.). — Sur l'alcalinisation spécifique et la répartition des Algues dans les cuvettes littorales. C. *R. Acad. Sc.*, t. 199, n° 13, p. 615-617, 1934.

LAMOUROUX (J.-V.-F.). — Distribution géographique des productions aquatiques. α Hydrophytes des eaux salées. *Dictionnaire classique d'Hist. nat.* de BORY DE SAINT-VINCENT, t. VII, p. 245-251, *Paris*, 1825.

LAMOUROUX (J.-V.-F.). — Mémoire sur la géographie des plantes marines. *Ann. sc. nat.*, t. VII, p. 60-82, 1826.

LE JOLIS (A.). — Liste des Algues marines de Cherbourg. *Mém. Soc. Imper. Sc. nat. Cherbourg*, t. X, 1864. (Réimpression, *Paris*, 1880, 168 p., 6 pl.).

LEGENDRE (R.). — Influence de la salinité de l'eau de mer sur l'assimilation chlorophyllienne des algues. C. *R. Soc. Biol.*, t. LXXXV, p. 222-224, 1921.

LEGENDRE (R.). — La concentration en Ions hydrogène de l'eau de mer. Le pH, méthodes de mesure, importance océanographique, géologique, biologique. *Paris*. Les Presses Universitaires de France, 1925.

LEMOINE (Mme P.). — Catalogue des Mélobésiées de l'herbier Thuret. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. LVIII, p. LI-LXV, 1912.

LEMOINE (Mme P.). — Calcareous Algae. *Report of the Danish Oceanogr. Expedit. to Medit. and adjacent seas*, vol. II, K. I, p. 1-30, pl. 1, 1915.

LEMOINE (Mme P.). — Note sur les Algues calcaires recueillies par MM. A. et L. JOLEAUD, et Catalogue des Mélobésiées des côtes françaises de la Méditerranée. *Bull. Soc. Linn. de Provence*, t. III, p. 5-14, 1914-1919.

LEMOINE (Mme P.). — Sur la répartition des algues calcaires (Corallinacées) en profondeur, en Méditerranée. C. *R. Acad. Sc.*, 21 juillet 1924, p. 201-203.

LEMOINE (Mme P.). — Corallinacées recueillies par dragages en Méditerranée (Croisière du *Pourquoi-pas ?* en 1923). *Bull. Mus.*, p. 402-405, 1924.

Source MNHN Paris

LEMOINE (Mme P.). — Corallinacées du Maroc, I. *Bull. Soc. Sc. nat. Maroc*, t. IV, nos 5 et 6, p. 113-134, pl. III et IV, 1924. II, *ibid.*, t. VI, nos 1-6, p. 106-108, 1926.

LEMOINE (Mme P.). — Sur l'existence dans la Manche d'une Mélobésiée méditerranéenne (*Lithophyllum* (?) *Notarisii* Duf.). *Rev. Algol.*, t. VI, fasc. 1, p. 81-85, 1931.

LEMOINE (Mme P.) et MOURET (M.). — Sur une algue nouvelle pour la France (*Peyssonnelia polymorpha* (Zan.) Schmitz). *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. LIX, p. 356-360, 1912.

LETTS (E.-A.) and RICHARDS (E.-M.). — On green sea-weeds (especially *Ulva latissima*) in relation to the pollution of the waters in which they occur. *Seventh Report of the Roy. Commission on Sewage Disposal.* Appendix 3, p. 72-100, 1911.

LEWIS (I.-F.). — Alternation of generation in certain Florideae. *Botanical Gazette*, vol. 53, *Chicago*, 1912.

LEWIS (I.-F.). — The seasonal life-cycle of some Red Algae at Woods Hole. *The Plant World*, vol. 17, n° 2, 1914.

LORENZ (J.-R.). — Physicalische Verhältnisse und Vertheilung der Organismen im Qarnerischen Golfe. 379 p., 5 Taf., 1 col. Karte, *Wien*, 1863.

LUBIMENKO (V.) et TIKHOVSKAIA (Z.). — Recherches sur la Photosynthèse et l'adaptation chromatique des Algues marines. *Troudy Sevastopolskoï Biologuitcheskoï Stantsii Academii naouk SSSR.*, t. I, p. 153-190, 1928.

LYLE (L.). — Development forms of marine Algae. *New Phytologist*, t. XVII, p. 231-238, pl. I-II, 1920.

LYLE (L.). — Distribution of the marine Flora of the Channel Islands compared with that of the coast of Western Europe. *Journ. of Ecology*, vol. XI, n° 1, p. 77-92, 1923.

LYNGBYE (H.-C.). — Tentamen Hydrophytologiae Danicae. *Hafniae*, 1819.

MANGENOT (G.). — Sur les corps irisants de quelques Rhodophycées. C. R. *Soc. Biol.*, t. CXII, p. 659-663, fig. 1-4, 1933.

MARION (A.-F.). — Esquisse d'une topographie zoologique du golfe de Marseille. *Annales du Musée d'Hist. nat. de Marseille*, t. I, 1883.

MARSILLI (L.-F. DE). — Histoire physique de la mer. *Amsterdam*, 1725.

MAZZA (A.). — Flora marina del Golfo di Napoli Contribuzione I. *Nuova Notarisia*, sér. XIII et XIV, 1902-1903.

MAZZA (A.). — Aggiunte alla Flora marina del Golfo di Napoli. *Nuova Notarisia*, sér. XIV, p. 97-108, 1903.

MAZZA (A.). — Un manipulo di Alghe marine della Sicilia. *Nuova Notarisia*, sér. XV, 1904.

MENEGHINI (G.). — Alghe italiane e dalmatiche, fasc. I-V, 384 p., 5 pl., *Padova*, 1842-1846.

MICHAEL (E.-L.) and ALLEN (W.-E.). — Problems of marine Ecology. *Ecology*, vol. II, p. 84-88, 1921.

Source MNHN Paris

MIRANDA (F.). — Nota sobre el « Porphyretum » de verano en los alrededores de Gijon. *Bolet. R. Soc. Esp. de Hist. Nat.*, t. XXIX, p. 89-91, Lam. VII, 1929.

MIRANDA (F.). — Sobre las Algas y Cianoficeas del Cantabrico especialmente de Gijon. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Nat., Ser. Bot.*, n° 25, p. 106, 1931.

MOLISCH (H.). — Mikrochemie der Pflanzen, Dritte Aufl., 1923.

MONTAGNE (C.). — Flore d'Algérie. Phyceae *in* BORY DE SAINT-VINCENT et DURIEU DE MAISONNEUVE, Exploration scientifique de l'Algérie. *Botanique*, p. 1-197, pl. 1-16, 1849-1850.

MOORE (B.), WITHLEY (E.) and WEBSTER (T.-A.). — Studies on Photosynthesis in marine Algae. *Proc. and Transact. Liverpool Biol. Soc.*, vol. XXXVII, p. 38-51, 1923.

MOROSOWA-WODJANITZKAJA. — Saisonwechsel und « Migration » der Algen der Bucht von Noworossijsk, 1930.

MORTENSEN (Th.) et ROSENVINGE (L.-K.). — Sur quelques plantes parasites dans des Echinodermes. *Bull. Acad. roy. des Sc. et Lettres de Danemark*, 1910, n° 4, p. 339-354.

MORTENSEN (Th.) et ROSENVINGE (L.-K.). — Sur une nouvelle Algue, *Coccomyxa astericola*, parasite dans une Asterie. *Det Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biologiske Meedel.*, t. X, 9, 1933.

MORTENSEN (Th.) et ROSENVINGE (L.-K.). — Sur une Algue Cyanophycée, *Dactylococcopsis Echini* n. sp., parasite dans un oursin. *Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meedel.*, t. XI, 7, 1934.

MOURET (M.). — Liste des Algues marines du Var. *Ann. de la Soc. d'Hist. nat. de Toulon* (année 1911), p. 78-107, 1911.

MUENSCHER (W.-L.-C.). — Ability of sea-weeds to withstand Dessiccation. *Puget Sound Marine Stat. Publ.*, vol. I, n° 4, p. 19-23, 1915.

MUENSCHER (W.-L.-C.). — A Study of the Algal Associations of San Juan Island. *Puget Sound Mar. Stat. Publ.*, vol. I, n° 9, p. 59-84, 1915.

MURRAY (G.). — The distribution of the marine Algae in space and in time. *Proceed. and Transact. Liverpool Biol. Soc.*, t. V, p. 164-180, 1891.

MURRAY (G.). — A comparison of the marine floras of the warm Atlantic, Indian Ocean and the cap of Good Hope. *Phycol. Mem.*, part. II, XI, p. 65-69, *London*, 1893.

NADSON (G.). — Sur les algues perforantes de la mer Noire. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 184, p. 896-898, 1927.

NADSON (G.). — Les algues perforantes, leur distribution et leur rôle dans la nature. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 184, p. 1015-1017, 1927.

NADSON (G.-A.). — Du remplacement de la coloration verte des Algues par la coloration rouge dans les profondeurs de la mer. Contribution à l'étude de l'adaptation chromatique des algues. *Bull. de l'Académie des Sc. de l'U.R.S.S.*, 1932, p. 681-686.

NAVARRO (Francisco de P.). — Nuevos estudios sobre la temperatura la salinidad, y la circulacion del agua de la Bahia de Palma de Mallorca. *Inst. Español de Oceanographia. Notas y resumenes*, sér. II, n° 47, *Madrid*, 1931.

Source MNHN Paris

NEWTON (L.). — A Handbook of the British sea-weeds. *London*. The Trustee of the British Museum, 1931.

NIELSEN (J.-N.). — Hydrography of the Mediterranean and adjacent waters. *Report of the Danish Oceanogr. Exped. 1908-1910 to the Medit. and adjacent seas*, vol. I, n° 2, p. 79-191, 1912.

NIENBURG (W.). — Die festsitzenden Pflanzen der nordeuropaïschen Meere. *Handb. der Seefischerei Nordeuropas*, Bd. 1, Heft. 4, *Stuttgart*, 1930.

NYLANDER (W.). — Observata Lichenologica in Pyrenaeis orientalibus. IV. Collioure. *Flora*, 1873, p. 193-207.

OKAMURA (K.). — The distribution of Marine Algae in Pacific Waters. *Records of Oceanographic works in Japan*, vol. IV, n° 1, p. 30-150. 1932.

OLLIVIER (G.). — Etude de la Flore marine de la côte d'Azur. *Ann. Institut Océanogr.*, t. VII (nouv. sér.), p. 53-173, 1929.

OLTMANNS (Fr.). — Morphologie und Biologie der Algen. 2 Aufl., I-III, *Jena*, 1922-1923.

ORBIGNY (C.-M. D'). — Essai sur les plantes marines des côtes du golfe de Gascogne. *Mém. du Muséum d'Hist. Nat.*, t. 6, p. 163-203, 1820.

ORSTED (A.-E.). — De regionibus marinis. Elementa topographiae historico-naturalis freti Oresund. *Havniae*, 1844.

ORTMANN (A.-E.). — Grundzüge der mariner Thiergeographie. *Iéna*, 1896.

OSTENFELD (C.-H.). — Sea-grasses. *Reports Danish Oceanogr. Exp., 1908-1910 to the Medit. and adjacent seas*. Vol. II, Biology, K. 2, 1918.

OSTERHOUT (W.-J.-V.). — The resistance of certain marine Algae to changes in osmotic pressure and temperature. *Univ. Calif. Publ. Botany*. Vol. 2, n° 8, p. 227-228. 1906.

OSTERHOUT (W.-J.-V.). — The Role of osmotic pressure in marine plants. *Univ. Calif. Publ. Botany*, vol. 2, n° 9, p. 229-230, 1906.

PANTANELLI (E.). — Influenza delle condizioni di vita sullo sviluppo di alcune Alghe marine. *Archivio di Sc. biologiche*, vol. IV, n. 1-2, p. 21-27, 1923.

PETERSEN (H.-E.). — Algae [Excl. calcareous Algae]. *Rep. Danish Oceanogr. Expedit. 1908-1910 to Mediterr. and adjacent seas*. Vol. II. Biol., K 3, p. 1-20, 1918.

PICCONE (A.). — Prime linee per una geographia algologica marina. *Il Regio Liceo Cristoforo Colombo nel anno scolastico 1882-1883*, p. 1-55, *Genova*, 1883.

POOLE (H.-H.) and ATKINS (W.-R.-G.). — On the penetration of light into sea water. *Journ. Marine Biol. Assoc.*, t. 41, p. 177-198, 1926.

PRENANT (M.). — Géographie des Animaux. *Paris*, 1933.

PRINTZ (H.). — Die Algenvegetation des Trondhjemsfjordes. *Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. I. Mathem-Naturvid. Klasse*, 1926, n° 5.

PRUVOT (G.). — Sur les fonds sous-marins de la région de Banyuls et du cap de Creus. *C. R. Acad. sc.*, t. CXVIII, 22 janvier 1894.

Source MNHN Paris

PRUVOT (G.). — Essai sur la topographie et la constitution des fonds sous-marins de la région de Banyuls de la plaine du Roussillon au golfe de Rosas. *Arch. Zool. Expérim. et Gén.*, 3e sér., t. II, p. 599-672, pl. XXIII, 1894.

PRUVOT (G.). — Coup d'œil sur la distribution générale des invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 3e sér., t. III, p. 629-658, pl. XXX, 1895.

PRUVOT (G.). — Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale (côtes de Bretagne) comparés à ceux du golfe du Lion. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 3e sér., t. V, p. 511-617, tabl. 1-22, pl. XXI-XXVI, 1897.

PRUVOT (G.). — Conditions générales de la vie dans les mers et principes de distribution des organismes marins. *Année Biologique*, 2e année, 1896, p. 559-587, 1898.

PRUVOT (G.). — Variations du niveau de la mer à Banyuls pendant le mois de septembre 1900. *Arch. Zool. Exp. et Gén., Notes et Revue*, n° 4, 1900.

QUATREFAGES (A. de). — Souvenirs d'un naturaliste. Tome I. *Paris*, 1854.

RAPHÉLIS (A.). — Sur la végétation du *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamour. *Revue Algologique*, t. II, n° 2, p. 170, 1925.

REGNARD (P.). — Recherches expérimentales sur les conditions physiques de la vie dans les eaux. *Paris*, Masson, 1891.

REINKE (J.). — Algenflora der Westlichen Ostsee deutschen Antheils. Ein systematisch-pflanzengeographische Studie. *Bericht der Kommission zur Untersuchung der deutschen Meere in Kiel*, t. VI, 1889.

REYNÈS (M.). — Notice sur les ports de Banyuls, de Collioure et du Barcarès de Saint-Laurent de la Salanque. *Extr. Atlas des Ports maritimes de la France. Paris*, Impr. Nat., 52 p., pl. 116, 1894.

REYNÈS (M.). — Notice sur le port de Port-Vendres. *Extr. Atlas des Ports maritimes de la France. Paris*, Impr. Nat., 30 p., pl. 117, 1894.

RICHARD (J.). — L'Océanographie. *Paris*, Vuibert, 1907.

RICHARD (J.), OXNER (M.) et SIRVENT (L.). — Observations méthodiques de température et de salinité à diverses profondeurs au large de Monaco de décembre 1907 à mars 1914. *Bull. Mus. Océanogr. Monaco*, n° 436, 1923.

ROCHLINA (E.). — Ueber zwei neue Algen aus dem schwarzen meer : *Pseudulvella Nadsonii* und *Epicladia Pontica*. *Bull. de l'Acad. des Sc. de l'U.R.S.S.*, p. 687-691, 1932.

RODRIGUEZ Y FEMENIAS (J.-J.). — Algas de las Baleares. *Anales del Soc. Española Hist. Nat.*, t. 17-18, 1888-1889.

RODRIGUEZ Y FEMENIAS (Juan-J.). — Datos algologicos. I. Dos especies nuevas del genero *Nitophyllum*. II. La constitution mineralogica del suelo puede contribuir a la riqueza algologica de un pais ? *Anal de la Soc. Esp. de Hist. Nat.*, tome XVIII, p. 405-414, pl. III-IV, 1889.

ROSENVINGE (L.-Kolderup). — Groenlands Havalger. *Meddelelser om Groenland*, t. III, p. 765-981, Kjoebenhavn, 1893.

Source MNHN Paris

ROSENVINGE (L.-Kolderup). — Om algevegetationen ved Groenlands Kyster. *Meddel. om Groenland*, vol. 20, p. 129-243, 1899.

ROSENVINGE (L.-Kolderup). — Remarks on the hyaline unicellular hairs of the Florideae. *Biologiske Arbejder tilegnede Eug. Warming*, 1911, p. 203-215.

ROSENVINGE (L.-Kolderup). — The Marine Algae of Denmark. Contribution to their natural history. Part. I, Introduction, Rhodophyceae I (Bangiales and Nemalionales). *Mém. Acad. Roy. Sc. et Lettres de Danemark, Copenhague*, 7e sér., Sect. des Sc., t. VII, n° 1, 1909. II (Cryptonemiales), *ibid.*, t. VII, n° 2, 1917. III (Ceramiales), *ibid.*, t. VII, n° 3, 1923-24. IV (Gigartinales, Rhodymeniales, Nemastomales), *ibid.*, t. VII, n° 4, 1931.

ROSENVINGE (L.-Kolderup). — Distribution of the Rhodophyceae in the Danish Waters. *Mém. Acad. Roy. Sc. et Lettres de Danemark, Copenhague*, Sect. des Sc., 9e sér., t. VI, n° 2, 44 p., 1935.

ROUCH (J.). — Manuel d'Océanographie physique. Masson et Cie, *Paris*, 1922.

RÜBEL (Ed.). — Pflanzen-Gesellschaften der Erde. Hans Huber, *Bern-Berlin*, 1930.

SAGOLS (P.). — Sanatoriums et hôpitaux marins. *Thèse médecine*, Baillière, *Paris*, 1902.

SAUVAGEAU (C.). — Note préliminaire sur les algues marines du golfe de Gascogne. *Journ. de Bot.*, t. 11, 64 p., 1897.

SAUVAGEAU (C.). — A propos de la présence de la Diatomée bleue dans la Méditerranée. *Bull. Stat. biol. d'Arcachon*, t. 9, 1906.

SAUVAGEAU (C.). — Sur la présence de l'*Aglaozonia melanoidea* dans la Méditerranée. *C. R. Soc. Biol.*, t. 62, p. 271, 1907.

SAUVAGEAU (C.). — Le *Nemoderma tingitana* est une algue méditerranéenne. *C. R. Soc. Biol.*, t. 64, p. 95, 1908

SAUVAGEAU (C.). — A propos d'Oscillariées rouges observées dans un aquarium du Laboratoire de Banyuls-sur-Mer. *C. R. Soc. Biol.*, t. 64, p. 97, 1908.

SAUVAGEAU (C.). — Sur la coloration des Floridées. *C. R. Soc. Biol.*, t. 64, p. 103, 1908.

SAUVAGEAU (C.). — Sur la végétation des *Cystoseira*. *C. R. Soc. Biol.*, t. 71, p. 680, 1911.

SAUVAGEAU (C.). — Sur l'irridescence des *Cystoseira*. *C. R. Soc. Biol.*, t. 71, p. 684, 1911.

SAUVAGEAU (C.). — Sur la possibilité de déterminer l'origine des espèces de *Cystoseira*. *C. R. Soc. Biol.*, t. 72, p. 479, 1912.

SAUVAGEAU (C.). — A propos des *Cystoseira* de Banyuls et de Guéthary. *Bull. Stat. biol. d'Arcachon*, t. 14, 424 p., 1912.

SAUVAGEAU (C.). — Sur les plantules d'une Laminaire à prothalle parasite (*Phyllaria reniformis* Rostaf.). *C. R. Acad. Sc.*, t. 166, p. 787, 1918.

Source MNHN Paris

SAUVAGEAU (C.). — Sur la dissémination et la naturalisation de quelques algues marines. *Bull. Institut Océanogr. Monaco*, n° 342, 1918.

SAUVAGEAU (C.). — A propos des *Cystoseira* de Banyuls et de Guéthary (Supplément). *Bull. de la Stat. biol. d'Arcachon*, t. 17, 52 p., 1920.

SAUVAGEAU (C.). — Sur la culture d'une algue phéosporée épiphyte, *Strepsithalia Liagorae* Sauv. *C. R. Acad. Sc.*, t. 180, p. 1464, 1925.

SAUVAGEAU (C.). — Sur les problèmes du *Giraudya*. *Bull. de la Stat. biol. d'Arcachon*, t. 24, 75 p., 1927.

SAUVAGEAU (C.). — Sur les algues phéosporées à éclipse ou Eclipsiophycées. *Recueil des travaux botaniques néerlandais*, t. 25 A, *Amsterdam*, 1928.

SAUVAGEAU (C.). — Sur quelques algues phéosporées de la rade de Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes). *Bull. de la Stat. biol. d'Arcachon*, t. 28, 168 p., 1931.

SAUVAGEAU (C.). — Le Pléthysmothalle. *Bull. Stat. biol. d'Arcachon*, t. 29, 1932.

SAUVAGEAU (C.). — Second mémoire sur les algues phéosporées de Villefranche-sur-Mer. *Bull. Stat. biol. d'Arcachon*, t. 33, 1936.

SCHIFFNER (V.). — Ueber einige neue und interessante Algen aus der Adria. *Verh. der k. k. zool. bot. Gesselsch. in Wien*, Bd. LXIII, 5 u. 6 Heft, p. 81-82, 1913.

SCHIFFNER (V.). — Nachtrag... *Verh. der k. k. zool. bot. Gesselsch. in Wien*, LXIX Bd., 3 u. 4 Heft, p. 65, 1914.

SCHIFFNER (V.). — Studien über Algen des Adriatischen Meeres. *Wissenschaft. Meeresuntersuchungen. Neue Folge*, XI Bd., *Abt. Helgoland.*, Heft 2, p. 129-198, fig. 1-133, 1916.

SCHIFFNER (V.). — Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. I Ueber einige Algen von Neapel. II Ein Beitrag zur Algenflora von Tunesien. III Einige Algen von Riccione bei Rimini. IV Ueber einige Algen der Adria und von Helgoland. *Hedwigia*, Bd. LXVI, p. 293-320, 1926.

SCHILLER (J.). — Ueber Algentransport und Migrationsformationen in Meere. *Internat. Rev. der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, Bd. II, p. 62, 1909.

SCHILLER (J.). — Botanische Beobachtungen. *Ber. per. int. Komm. f. d. Erforsch. der Adria*, 1911, p. 51, p. 89, 1912, p. 43, p. 82.

SCHILLER (J.). — Berichte über die Terminfahrten S. M. S. Najade, Nr. 2-5. *Permanente internationale Kommission für die Erforschung der Adria. Osterr. Teil, herausgegeben vom Verein zur Forderung der naturwissenschaftlichen Erforschung der Adria in Wien*, 1912.

SCHILLER (J.). — Osterreichische Adriaforschung. Berichte über die Allgemeinen biologischen Verhältnisse der Flora des Adriatischen Meers. *Int. Rev. der Ges. Hydrobiologie und Hydrographie*, Bd. VI, 15, 1915.

SCHILLER (J.). — Zur Frage der Gezeitenwirkung auf die emergierenden Algen. *Planta, Archiv für wissenschaftliche Botanik*, 6 Bd., 4 Heft, p. 535-542, 1928.

SCHIMPER (A.-F.-W.). — Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Dritte Auflage von F.-C. VON FABER. 2 vol., *Iena*, 1935.

Source MNHN Paris

SCHMIDT (O.-C.). — Die Marine Vegetation der Azoren in ihren Grundzügen dargestellt. *Bibliotheca Botanica*, Heft 102, 116 p., 10 tabl., 1 carte et 10 pl., 1931.

SCHOTT (G.). — Geographie des Atlantischen Ozeans. 2 Aufl., *Hamburg*, 1926.

SERNANDER (R.). — De Nordeuropeiska Hafvens Växtregioner. *Svensk Botanisk Tidskrift*, Bd. 11, p. 72-124, *Stockholm*, 1917.

SERVICE HYDROGRAPHIQUE DE LA MARINE. — Instructions nautiques, n° 934, côtes sud de la France et côtes de Corse. *Paris*, Imp. Nat., 1910 (tirage de 1921).

SERVICE HYDROGRAPHIQUE DE LA MARINE. — Cartes n°s 1218 et 5131 (G).

SETCHELL (W.-A.). — On the classification and geographical distribution of the Laminariaceae. *Transact. of the Connecticut Acad.*, vol. IX, p. 333-375, 1893.

SETCHELL (W.-A.). — The Law of temperature connected with the distribution of the marine Algae. *Ann. of Missouri Bot. Garden*, t. II, p. 287-305, 1915.

SETCHELL (W.-A.). — Geographical distribution of the marine Algae. *Science*, N. S., vol. XLV, n° 1157, p. 197-204, 1917.

SETCHELL (W.-A.). — The temperature interval in the geographical distribution of marine Algae. *Science*, N. S., vol. LIII, n° 1339, p. 187-190, 1920.

SETCHELL (W.-A.). — Stenothermy and Zone invasion. *The American Naturalist*, vol. LIV, p. 385-397, 1920.

SETCHELL (W.-A.). — Geographical distribution of the marine spermatophytes. *Bull. Torrey botanical Club*, t. 47, p. 563-579, 1920.

SETCHELL (W.-A.). — *Zostera marina* in its relation to temperature. *Science*, vol. LVI, n° 1455, p. 575-577, 1922.

SETCHELL (W.-A.). — American Samoa. Part I, Vegetation of Tutuila Island, p. 1-188. Part III, Vegetation of Rose Atoll, p. 225-261. *Dpt of Marine Biology of the Carnegie Inst. of Washington*, vol. XX, 1924

SETCHELL (W.-A.). — Phytogeographical notes on Tahiti. II, Marine vegetation. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, vol. 12, n° 8, p. 291-324, 1926

SETCHELL (W.-A.). — Morphological and Phenological notes on *Zostera marina* L. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, vol. 14, n° 14, p. 389-452, 1929.

SETCHELL (W.-A.). — Marine Plants and Pacific Palaeogeography. *Fifth Pacific Science Congress*, p. 3117-3131, 1935.

SETCHELL (W.-A.). — Geographic elements of the marine flora of the North Pacific ocean. *The American Naturalist*, vol. LXIX, p. 560-577, 1935.

SEURAT (L.-G.). — Observations sur les limites, les facies et les associations animales de l'étage intercotidal de la petite Syrte (golfe de Gabès). *Station Océanogr. de Salammbô*, Bull. n° 3, *Tunis*, 1924 (2e édition 1929).

SEURAT (L.-G.). — L'étage intercotidal des côtes algériennes. *Bull. des Trav. publ. par la Stat. d'Aquicult. et de Pêche de Castiglione*, 1927, 1er fasc., p. 1-33.

Source : MNHN, Paris

SEURAT (L.-G.). — Observations nouvelles sur les facies et les associations animales de l'étage intercotidal de la petite Syrte (golfe de Gabès). *Stat. Océanogr. de Salammbô*, Bull. n° 12, 1929.

SEURAT (L.-G.). — Formations littorales et estuaires de la Syrte Mineure (golfe de Gabès). *Stat. Océanogr. de Salammbô*, Bull. n° 32. 1934.

SEURAT (L.-G.). — Etage intercotidal des côtes algériennes. Falaises battues. *Bull. des Trav. publ. par la Stat. d'Aquicult. et de Pêche de Castiglione*, 1933, 2e fasc., p. 9-47, 1935.

SHANNON (E.-L.) and ALTMAN (L.-C.). — Growth in *Codium mucronatum*. *Publ. Puget Sound Biol. Stat.*, t. VII, p. 391-392, 1930.

SHELFORD (V.) and GAIL (F.-W.). — A Study of light penetration into sea-water made with the Kunz photo-electric cell with particular reference to the distribution of plants. *Publ. Puget Sound Biol. Stat.*, t. III, p. 141-176, 1922.

SIMMONS (H.-G.). — Remarks about the relations of the Floras of the Northern Atlantic, the Polar sea and the Northern Pacific. *Beihefte Bot. Centrabl.*, 19, Abt. 2, p. 149-194, 1905.

SJÖSTEDT (L.-G.). — Algologiska Studier vid Skanes södra och östra Kust. *Lunds Universitets Arsskrift*, N. F., Avd 2., Bd. 16, Nr. 7, 40 p., 1920.

SJÖSTEDT (L.-G.). — Undersöknongar över Oresund. Researches into the Oresund, XV. Litoral and supralitoral studies on the scanian shores. *Lunds Universitets Arsskrift*, N. F., Avd. 2, Bd. 24, Nr. 7, 36 p., 1 pl., 1928.

SOLMS-LAUBACH (Graf zu). — Die Corallinenalgen des Golfes von Neapel und der Angrenzenden Meeres-Abschnitte. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, Monogr. IV, 64 p., 3 pl., *Leipzig*, 1881.

SVEDELIUS (N.). — Studiers öfver Ostersjöns Hafsalgflora. *Akademisk Afhandling*, 140 p., *Upsala*, 1901.

SVEDELIUS (N.). — Ueber die Algenvegetation eines ceylonischen Korallenriffes mit besonderer Rücksicht auf ihre Periodizität. *Botaniska Studier tillägnde F. R. Kjellman*, p. 184-220, pl. VI, *Upsala*, 1906.

SVEDELIUS (N.). — Ueber lichtreflektierende Inhaltskörper in den Zellen einer tropischen *Nitrophyllum*-Art. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 1909, Bd. 3, h. 2, p. 138-149.

SVEDELIUS (N.). — On the discontinuous geographical distribution of some tropical and subtropical marine Algae. *Arkiv för Botanik*, t. XIX, n° 3, 70 p., 14 fig., 1924.

SVEDELIUS (N.). — The seasonal alternation of generations of *Ceramium corticatulum* in the Baltic. A contribution to the periodicity and ecology of the marine Algae. *Nov. Acta Regiae Societ. Scient. Upsaliensis. Volumen extra ordinem editum*, 1927, 27 p.

TAYLOR (Wm.-R.). — The Marine Algae of Florida with special reference to the Dry Tortugas. *Carnegie Inst. of Washington*, Publ. n° 379, 219 p., 39 pl., *Washington*, 1928.

TAYLOR (Wm.-R.). — A synopsis of the marine algae of Brazil. *Revue Algologique*, vol. V, fasc. 3-4, 1931.

Source MNHN Paris

TECHET (K.). — Die Flora der in der gelegenenen Gesteinsmulden und-Becken. *Bollettino della Soc. adriatica di Sc. naturale*, vol. XXII, 1904.

TECHET (K.). — Ueber die marine Vegetation des Triester Golfes. *Abhandl. der k. k. zool. bot. Ges.*, t. III, 52 p., 1906.

TERBY (Jeanne). — Etudes sur la reviviscence des végétaux. *Mém. Acad. roy. de Belgique. Cl. des Sc.*, 2e sér., t. IV, fasc. VII, 1920.

THOULET (J.). — Océanographie. I, Statique, 1 vol., 492 p. II, Dynamique, 1re partie, 130 p. *Paris*, Librairie militaire de L. Baudoin, 1890-1896.

THOULET (J.). — L'Océan, ses lois et ses problèmes. *Paris*, Hachette, 1904.

THOULET (J.). — Etude bathylithologique des côtes du golfe du Lion. *Ann. Inst. Océanogr.*, t. IV, fasc. VI, 5 cartes col., 1912.

THURET (G.) et BORNET (Ed.). — Etudes phycologiques. *Paris*, 1878.

TILDEN (Josephine-E.). — The Algae and their life relations. Fundamentals of Phycology. *Minneapolis*, 1935.

TOBLER (F.). — Zur Biologie der Epiphyten im Meere. *Berich. d. deutsch. bot. Gesselsch.*, t. XXIV, p. 552-557, 1906.

TURNER (D.). — Fuci, I-IV. *Londini*, 1808-1819.

VAILLANT (L.). — Remarques sur les zones littorales. *Mém. Soc .de Biologie*, t. XXIII, 1873.

VAILLANT (L.). — Nouvelles études sur les zones littorales. *Ann. Sc. nat., Zool.*, 7e sér., t. XII, 1892.

VALIANTE (R.). — Le Cystoseirae del Golfo di Napoli. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, VII Monogr., 30 p., 15 pl., *Leipzig*, 1883.

VALIANTE (R.). — Sopra un' Ectocarpea parassita della *Cystoseira opuntioides* (*Streblonemopsis irritans*) *Mitth. Zool. Stat. zu Neapel*, Bd. IV, p. 489, 1 pl., 1883.

VATOVA (A.). — Compendio della Flora e Fauna del mare Adriatico presso Rovigno. *R. Comitato Talassografico Italiano*, Mem. CXLIII, *Venezia*, 1928 (1930).

VERNON (H.-M.). — The relations between animal and vegetable life. *Mitt. der Zoolog. Stat. zu Neapel*, t. XIII, p. 341-425, 1899.

VOUK (V.). — Die Untersuchungen über Phytobenthos im Quarnerogebiet. *Acad. des Sc. et des Arts des Slaves du Sud de Zagreb*, 1915, p. 66-77 et 99-117.

WAHLENBERG (G.). — Flora Lapponica. *Berolini*, 1812.

WALTHER (J.). — Bionomie des Meeres. Einleitung in Geologie als historische Wissenchaft. *Jena*, 1893.

WARMING (E.). — Ecology of Plants. *Oxford*, 1910.

WEBER-VAN-BOSSE (Mme A.). — Liste des algues du Siboga. *Siboga-Expeditie, LIX*, a, b, c, d. I. Myxophyceae, Chlorophyceae, Phaeophyceae, p. 1-186, 1913. II. Rhodophyceae, Première partie : Protoflorideae Nemalionales, Cryptonemiales, p. 187-310, 1921. III. Rhodophyceae, Seconde partie, Ceramiales, p. 311-392, 1923. IV. Rhodophyceae, Troisième partie : Gigartinales et Rhodymeniales, p. 393-533, 1928.

Source MNHN Paris

WEDDELL (H.-A.). — Excursion lichénologique dans l'île d'Yeu sur la côte de Vendée. *Mém. de la Soc. nat. des Sc. nat. de Cherbourg*, t. XIX, p. 251-316, 1875.

WENDICKE (F.). — Hydrographische Untersuchungen des Golfes von Neapel in Sommer 1913. *Mitteilungen aus der Zoologischen Stat. zu Neapel*, 22, Bd., p. 329-362, 1914.

WILLE (N.). — Studien über Chlorophyceen, I-VII, *Bidenskasselskabets skrifter. I Math. naturw. Klasse*, 1900, n° 6, 46 p., 4 pl., 1901.

WILSON (O.-T.). — Some experimental observations of marine algal Successions. *Ecology*, t. VI, p. 303-324, 1925.

WORONICHIN (N.). — Ueber die Vertheilung der Algen im Schwarzen Meere bei Sebastopol. *Trav. de la Soc. Impériale des Naturalistes de St-Pétersbourg*, vol. XXXVII, livr. 3, Sect. de Botanique, p. 181-198, 1908.

YENDO (K.). — On the cultivation of sea-weeds, with special accounts of their ecology. *Econ. Proc. Roy. Dublin Soc.*, t. II, p. 105-122, 1914.

ZANARDINI (G.). — Iconographia Phycologica Mediterraneo-Adriatica ossia Sceleta di Ficee nuove o piu rare dei mari Mediterraneo ed Adriatico, figurate, descritte ed illustrate. Vol. I-III. *Venezia*, 1860-1876.

ZSCHACKE (H.). — Die Mitteleuropaïchen Verrucariaceen. IV. *Hedwigia*, t. LXV, p. 46, 1925.

Source MNHN Paris

TABLE DES MATIÈRES

Pages

INTRODUCTION 1

PREMIÈRE PARTIE : LE MILIEU

CHAPITRE I. — *Topographie littorale, géologie, bathymétrie, bathylithologie* 9

Délimitation de la région étudiée 9
Description de la côte 10
Géologie 13
Bathymétrie 14
Bathylithologie 14

CHAPITRE II. — *Le substratum* 17

Indifférence des algues marines à l'égard de la nature chimique du substratum 17
Importance de la structure physique du substratum 19
L'Epiphytisme 22
Endophytisme et parasitisme 26
Les algues endozoïques 27

CHAPITRE III. — *Les mouvements de la mer et l'agitation de l'eau* 30

Les marées et le niveau de la mer 30
Les courants 33
La houle et le ressac, les vents 33
Action biologique de l'agitation de l'eau 34
Action mécanique de l'agitation de l'eau 35
Action de l'agitation sur la température de l'eau 35
Action de l'agitation sur la composition de l'eau 36
Adaptation des algues aux eaux agitées 37

CHAPITRE IV. — *L'émersion* 41

Action biologique de l'émersion 42
Adaptation des algues à l'émersion 44

Source MNHN Paris

CHAPITRE V. — *La profondeur et la pression* 48

Répartition des algues de la région de Banyuls en fonction de la profondeur 51

CHAPITRE VI. — *La lumière* 67

Généralités 67

Variations quantitatives de l'intensité lumineuse :

a) Variations de l'intensité lumineuse en fonction de la profondeur 67

b) Variations de la durée de l'éclairement 70

Variations qualitatives de la lumière en fonction de la profondeur. 70

Action biologique de la lumière sur la répartition des algues 71

Limite inférieure de la végétation marine 71

Algues photophiles et algues sciaphiles 73

Adaptation des algues aux différents éclairements 74

L'iridescence 74

Colorations des algues 84

CHAPITRE VII. — *La température* 88

Généralités 88

Variations annuelles de la température de l'eau de mer 88

Variations nycthémérales de la température 89

Variations de la température en fonction de la profondeur 90

Variations locales de la température 91

Action de la température sur la répartition des algues 92

CHAPITRE VIII. — *La composition chimique de l'eau de mer* 94

La salinité 94

Action biologique des variations de salinité 94

La teneur en oxygène de l'eau de mer 96

Le gaz carbonique et le pH 96

Matières organiques 98

Sels divers 99

Source MNHN Paris

DEUXIÈME PARTIE : LA VÉGÉTATION

CHAPITRE IX. — *Historique de la phyto-océanographie méditerranéenne* 101

CHAPITRE X. — *Les divisions bionomiques et les groupements végétaux marins* 119
Divisions bionomiques 119
Etages 121
Cuvettes 124
Les faciès et les modes 127
Les groupements végétaux marins 128

CHAPITRE XI. — *Les formes biologiques des algues marines* 133
Historique 133
Classification des types biologiques d'algues marines 137
Algues annuelles 139
Ephémérophycées 139
Eclipsiophycées 140
Hypnophycées 141
Algues pérennantes 146
Phanérophycées 147
Chaméphycées 148
Hémiphanérophycées 149
Hémicryptophycées 153

CHAPITRE XII. — *Périodes de végétation et phénologie* 158
Périodes de végétation 158
Comparaison des périodes de végétation de quelques algues dans la Méditerranée et dans l'Atlantique boréal 159
Alternance saisonnière de végétation et dimorphisme saisonnier (Espèces jumelles) 162
Phénologie des organes reproducteurs des algues marines de la côte des Albères 164

CHAPITRE XIII. — *Etude des associations* 173
I. Facies rocheux 175
A. — Etage supralittoral 175
1. Ass. à *Brachiomonas submarina* 175
2. Ass. à *Platymonas tetrathele* 176
3. Ass. à *Stephanoptera gracilis* 177
4. Ass. à *Rivularia nitida* 179

Source MNHN Paris

5. Ass. à *Verrucaria symbalana* 179
6. Ass. à *Hildenbrandia prototypus* 181
7. Ass. à *Rivularia Biasolettiana* 183

B. — Etage littoral 184
8. Ass. à *Bangia-Ulothrix* 184
9. Ass. à *Brachytrichia Balani* et *Entophysalis granulosa* 186
10. Ass. à *Porphyra leucosticta* 188
11. Ass. à *Rissoella verruculosa* 193
12. Ass. à *Tenarea tortuosa* 196
13. Ass. à *Nemoderma tingitanum* 201
14. Ass. à *Corallina mediterranea* 202
15. Ass. à *Ralfsia verrucosa* 204
16. Ass. à *Scytosiphon Lomentaria* 205
17. Ass. à *Enteromorpha intestinalis* 207
18. Ass. à *Cladophora Rudolphiana* 208

C. — Etage infralittoral supérieur 210
19. Ass. à *Cystoseira mediterranea* 210
20. Ass. à *Cystoseira elegans* 213
21. Ass. à *Dictyopteris membranacea* et *Phyllaria reniformis* 215
22. Ass. à *Padina pavonia* et *Cladostephus verticillatus* 216
23. Ass. à *Cystoseira discors* et *Cystoseira barbata*... 220
24. Ass. à *Gymnogongrus nicaeensis* et *Phyllophora nervosa* 222
25. Ass. à *Peyssonnelia Squamaria* 225
26. Ass. à *Ulva Lactuca* 228
27. Ass. à *Petalonia Fascia* 229

D. — Etage infralittoral inférieur..... 230
28. Ass. à *Cystoseira spinosa* et *Cystoseira opuntioides*. 230
29. Ass. à *Pseudolithophyllum expansum* et *Lithophyllum Hauckii* 238
30. Ass. à *Arthrocladia villosa* et *Sporochnus pedunculatus* 240

II. Facies meuble 242
A. — Etage supralittoral 242
B. — Etage littoral 242
C. — Etage infralittoral 243
31. Ass. à *Cymodocea nodosa* 243
32. Ass. à *Posidonia oceanica* 245

Source MNHN Paris

CHAPITRE XIV. — *La superposition des associations végétales dans l'étage supralittoral et l'étage littoral (Etude de quelques profils)* 248

TROISIÈME PARTIE : LA FLORE

CHAPITRE XV. — *La flore des algues marines de la côte des Albères.* 259

Liste des algues marines de la côte des Albères..... 260

Caractères de la flore..... 278

Comparaison du pourcentage du nombre des Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées sur la côte des Albères et dans différentes autres régions 280

CHAPITRE XVI. — *Les éléments de la flore marine de la Méditerranée et leur origine*..... 284

Elément cosmopolite 286

Elément pantropical 286

Elément indo-pacifique 288

Elément atlantique 291

Elément endémique 297

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 301

EXPLICATION DES PLANCHES 307

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 313

TABLE DES MATIÈRES..... 335

Source MNHN Paris

Source: MNHN, Paris

A New Nannandrous *Oedocladium* from India

by

K. BISWAS.

Royal Botanic Gardens, Calcutta.

Oedocladium is one of the three genera of the family of Oedogoniaceae. STAHL established this genus in 1891 on an interesting specimen which he named *Oedocladium protonema* Stahl. This species based on the new genus Oedocladium was published in his paper entitled « *Oedocladium protonema*, eine neue Oedogoniaceen Gattung », PRINGSHEIM'S Jahrb. fur wissensch. (1892), pp. 339-348, pl. 16 und 17, 1891. The generic characters of STAHL's, the then monotypic species, is summarised by HIRN in his « Monograph und Iconographie der Oedogoniaceen, p. 374, 1900 », in the following description : « *Thallus terrester, ramosus, e porte superterranea, Chlorophyllacea et porte subterranea, subhyalina, constans; cellulae vegetativae; cellulae terminalis apicae obtusae; plantea plerumque divisione cellulae terminalis fili primarii et ramorum crescentes; in prima zoosporae germinatis partitionae ruptio membranae annuliformis in parte fit cellulae angustiore, ciliata; oogonia divisione cellulae vegetativae simplici oriuntur.* » This description was followed in other literature by subsequent authors. W. HEERING in PASCHER's Die Süsswasserflora added STAHL's and HIRN's descriptions of the species in p. 244, Helft 6 together with the sketches as reproduced by STAHL in Tab. LXIV, fig. 396 of his monograph noted above. The species is so far recorded only from one locality (Strasburgh, Europe).

Source MNHN Paris

STAHL notes on the habitat « *Germania : in terra humida, arenosi-argillacea in pineto ad Gettertheim prope Strassburg* ».

The discovery of late of *O. hazenii* — an aquatic species of *Oedocladium* — y J.-F. LEWIS of the University of Virginia necessitated modifications of the generic characters as described by STAHL to incorporate the diagnosis of *O. hazenii* Lewis, the new aquatic species. LEWIS has added along the with terrestrial species *O. protonema* of STAHL two other terrestrial *O. media* Lewis nov. sp. mss. The genus has not yet been reported species *O. allumarlensis* Lewis and from other parts of the world.

The genus *Oedocladium* is quite distinct and can easily be distinguished from the two genera *Bulbochaete* and *Oedogonium* of the family of Oedogoniaceae. The three genera are distinguished by the following dichotomous key :

I. Thallus branched :

A. — Vegetative cells of the filaments without setae : *Oedocladium*.

B. — Vegetative cells of the filaments with setae : *Bulbochaete*.

II. Thallus unbranched :

C. — Vegetative cells of the filaments without setae, cylindrical, capitate, nodulose or undulate : *Oedogonium*.

Prof. Lewis HANFORD TIFFANY of the Ohio University in his illuminating monograph « The oedogoniaceae » (1930) has added a modified description of the genus *Oedocladium* incorporating LEWIS' new aquatic nannandrous gynandrosporous species *O. hazenii*. The characters incorporated in this TIFFANY's emended generic description is further modified in the following details including the present new species discovered.

Plant terrestrial or aquatic, branched; if terrestrial attached to the substratum by means of long branched rhizoids which are partly subaerial and partly subterranean; underground portion subhyaline, subaerial portion chlorophyllous, hence more or less green; vegetative cells cylindrical or subcylindrical; growth of them by division of terminal cell of the primary filament or branch; asexual reproduction by « *akinete* » and zoospore; Oogonia formed from the division of the vegetative cell; sexual reproduction by eggs and sperms produced

Source MNHN Paris

in Oogonia and antheridia; both monoecious and dioecious nannandrous species recorded.

The five species so far recorded are distinguished by fairly distinct morphological characters :

I. Monoecious terrestrial :

A) Oospore smooth :

1. Vegetative cells 20 μ long and 7 μ broad : O. *protonema.*
2. Vegetative cells 56-78 μ long and 12-18 μ broad : O. *media.*
3. Vegetative cells 50-150 μ long and 25-40 μ broad : O. *albemarlensis.*

II. Dioecious nannandrous terrestrial :

B) Oospore smooth : O. *terrestris.*

III. Dioecious nannandrous aquatic :

C) Oospore angulate : O. *hazenii.*

The new species O. *terrestris* is therefore allied to O. *hazenii* but it is distinctly demarcated by its oospore being *not angulate* and the habit of the plant *not aquatic.* The specific description of the plant includes other minor differentiating characters.

Oedocladium ***terrestris*** Biswas. *Nov. sp.*

Planta ramosa, dioica nannadria, gynandrospora, terrestris, e parte superterranea, chlorophylacea et parte subterranea, subhyalina constans; fila plerumque divisione cellulae terminalis fili primarii et ramosum crescent cellula fili basali forma ut vulgo elongata, 6 μ lata, cellulis vegetativis 30-70 μ longis, 10-12 μ latis, apicalis obtusae vel aculae rotundatis; oogonies singulis, subglobosis, terminalitus, 40-50 μ longis, 26-36 μ latis; poro superiore apertis; oosporis globosis vel subglobosis, 30 μ crassis; membrana tenui, 2 μ crassa, laevi, haud lamellosa, maturis bruneis; androsporangiis 1-2 (?) subepigynis, 10 μ latis.

Hab. : *India (Bengal) : in terra humida, arenosi argillacea, Calcutta, lecta* K. Biswas. 15th September, 1926.

Thallus terrestrial, dioecious, nannandrous gynadrosporous, composed of branched filaments sometimes exhibiting false dichotomy, basal portion rhizoidal partly underground hyaline, partly exposed,

Source MNHN Paris

pale green, growth by cell division of the terminal cells of the main axis of the branches, apical cell surmounted by a somewhat conical acutely or obtusely rounded cap. 10 μ in length and 10 μ in width; vegetative cells 30-70 μ long and 10-12 μ broad; developing below the septa of the distal end of the mother cell; rhizoidal cells very much elongated, 6 μ in width; pyrenoides 1-2 in each cell; oogonium terminal, subglobose, 40-50 μ long, 26-36 μ broad, pores superior; oospores globose or oval 30 μ in diatemer, cellwall smooth, not lamellose, not angulate, when mature becoming brown; androsporangium 1-2, subepigynous, about 10 μ in width.

HAB. : On moist loose sandy or rubishy soil near the side of a wall in shade; Ballygunge, Calcutta; collected by K. BISWAS, 15th September, 1936.

This specimen is distinguished from the allied species *O.hazenii* of LEWIS by its smooth, thinner, nonangulate nature of the cell-membrane; superior position of the pore in oogonium and distinctly smaller dimensions of the vegetative cells, oogonium and oospore. The family of Oedogoniaceae, as far as my census goes, is represented by up till now about 32 *Oedogonium* species and 6 *Bulbochaete* species. No record of *Oedocladium* has so far been made from India and Burma. The monoecious species *Oedocladium protonema* Stahl is not unlikely to occur in this country.

The species here described is of an ephimeral type developing under suitable conditions of shade and moisture on somewhat aerated (sandy) loose soil. During my search for the last nine years the specimens could not be rediscovered. The fruiting period lasted only for a few days and brown mature oospores were observed after two days. The alga inhabiting, as it is, on soil subject to quick evaporation hastens its life-history by expediting fructification and subsequent dispersal by wind or water and germination of the oospores under favourable conditions.

This dioecious nannandrous gynandrosporous terrestrial species claims a higher position than those of *Oedogonium* and *Bulbochaete* of the family of *Oedogoniaceae*. The characters, life-history and the biology of the new plant in relation to its habit hint a gradual evolution of the simple unbranched *Oedogonium* to a poorly branched *Bulbochaete* armed with setae to a fully branched *Oedocladium* where the setae is suppressed to a somewhat conical cap at the apices of the vegetative cells and oogonium. *Oedocladium* bears an affinity to the genus *Bulbochaete* but point at a higher stage of evolution. In fact the genus *Oedocladium* exhibits advancement in three directions :

Source MNHN Paris

first by developing branches of 1-3 orders; secondly by reducing long hairs to its swollen cap-like basal portions at the apices of vegetative cells and Oogonia, and thirdly by producing much elongated branched rhizoidal cells which are partly under ground and partly subterranean on which develop akinetes either singly or in short chains. It may therefore be concluded that the members of the genus *Oedocladium*, particulary the new species described here, indicate most highly advanced stage in the scale of evolution of the genera of the family of *Oedogoniaceae*.

Herbarium,
Royal Botanic Gardens, Calcutta.
The 24th June, 1936.

EXPLANATION OF FIGURES

Fig. 1. Portion of the branched thallus of *Oedocladium terrestris*. ×350.

Fig. 2. Basal portion with a rhizoidal cell. ×400.

Fig. 3. Portion of the filament showing a lateral branch-cell arising below the septum of the mother cell at the distal end. ×800.

Fig. 4. A pseudo-dichotomous branch and a terminal oospore on a lateral branch of the primary filament. ×600.

Fig. 5. A terminal mature oogonium on a cell of tertiary branch. × 750.

Fig. 6. A young oogonium. ×650.

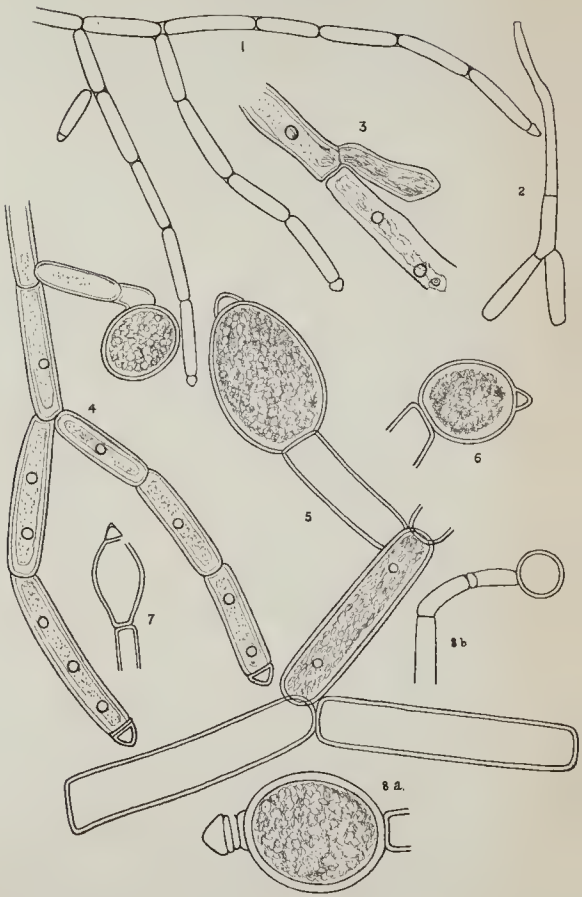
Fig. 7. An oogonium ready for fertilisation. ×450.

Fig. 8. (a) A fertilised oogonium with a subepigynous androsporangium. ×800.
(b) An oospore with partially disorganised empty cell. ×300.

Source MNHN Paris

Source : MNHN, Paris

A NEW *OEDOCLADIUM*



Dei K. Biswas.

Source MNHN Paris

NÉCROLOGIE

On nous annonce le décès récent de plusieurs algologues de réputation mondiale :

Le Professeur Dr. Gottfried BERTHOLD, bien connu pour ses recherches sur les algues du golfe de Naples, décédé le 7 janvier 1937, à Göttingen.

Le Professeur Dr Achille FORTI, décédé à Vérone, le 2 février 1937.

Le Dr Marshall-Awery HOWE, directeur du Jardin botanique de New-York, décédé le 24 décembre 1936, à Pleasantville, N.-Y.

Le Professeur Dr George KARSTEN, décédé le 7 mai 1937, dont les travaux algologiques furent principalement des études de plancton et de Diatomées.

Des notices détaillées paraîtront ultérieurement dans notre revue sur Achille FORTI et sur Marshall-A. HOWE.

ircc MNHN Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DU TOME X

ARTICLES ORIGINAUX :

J. FELDMANN. — Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères 1

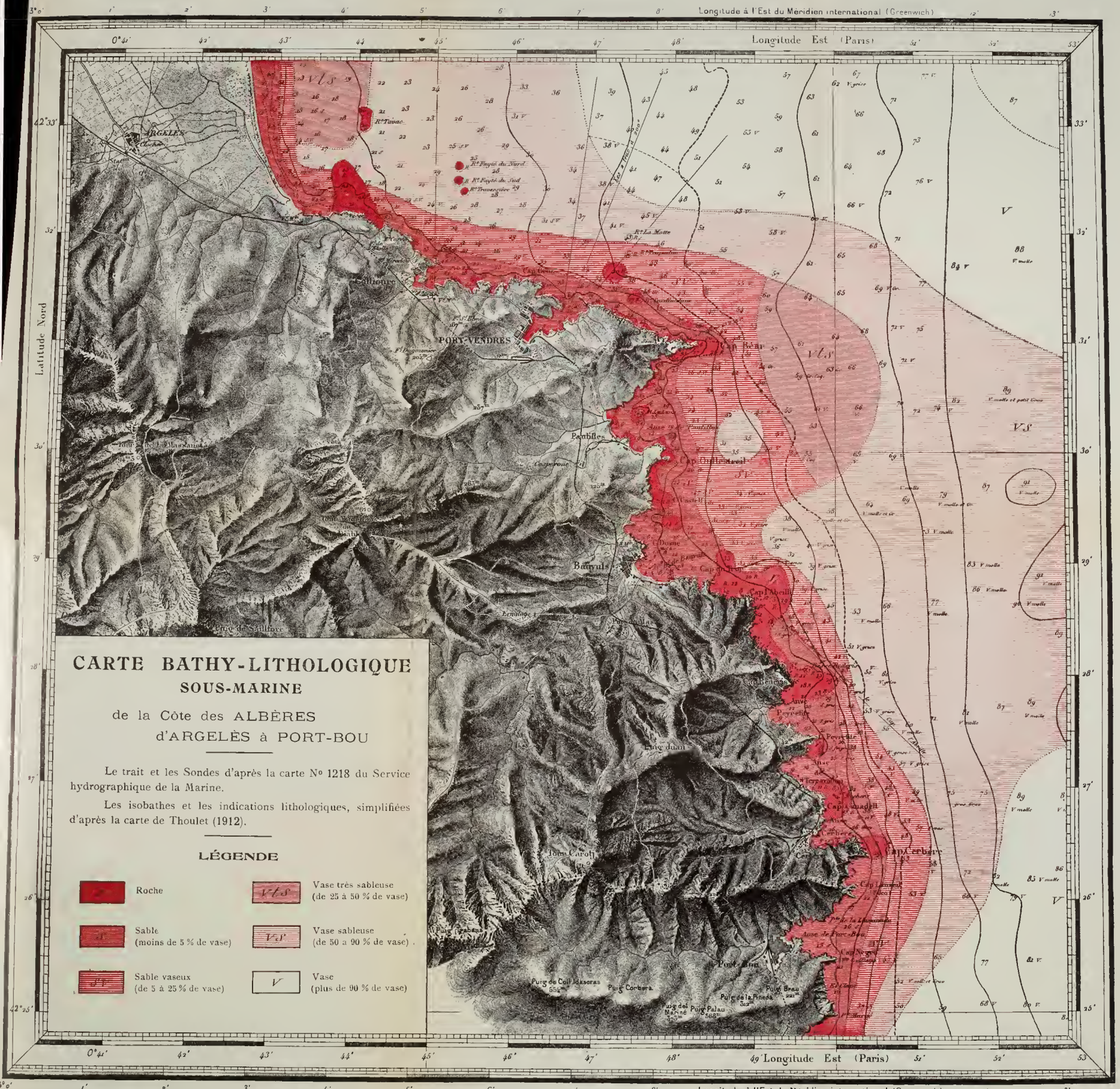
K. BISWAS. — A new nannandrous *Oedocladium* from India 341

NÉCROLOGIE :

Décès de G. BERTHOLD, A. FORTI, M.-A. HOWE et G. KARSTEN ... 347

Le Gérant : P. WOLF.

Source MNHN Paris


CARTE BATHY-LITHOLOGIQUE
SOUS-MARINE
de la Côte des ALBÈRES
d'ARGELÈS à PORT-BOU
Le trait et les Sondes d'après la carte N° 1218 du Service hydrographique de la Marine.
Les isobathes et les indications lithologiques, simplifiées d'après la carte de Thoulet (1912).
LÉGENDE
Roche
Sable (moins de 5 % de vase)
Sable vaseux (de 5 à 25 % de vase)
Vase très sableuse (de 25 à 50 % de vase)
Vase sableuse (de 50 à 90 % de vase)
Vase (plus de 90 % de vase)
Longitude à l'Est du Méridien international (Greenwich)
Longitude Est (Paris)
Latitude Nord
ARGELÈS
Collioure
PORT-VENDRES
Banyuls
Cap Cerbère
Puig de Coll Maseras
Puig Corbera
Puig Palau
Puig Brau

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANEE. — Pl. I.

1. — Aspect de la Côte des Albères vue du Laboratoire Arago à Banyuls.

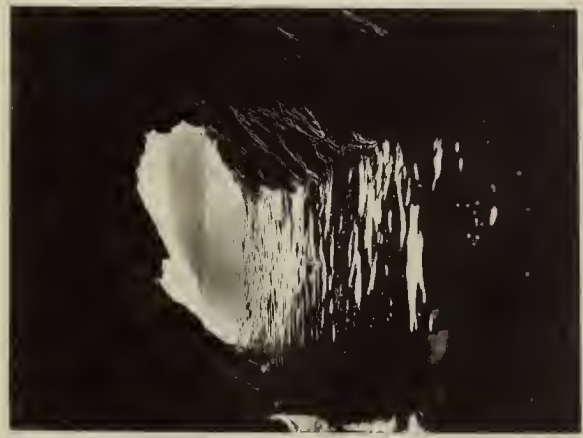
AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

2. — L'Anse du Troc.

Source MNHN Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. II.

4. — Grotte du Troc.



3. — Grotte de Cerbère.

Ad. Davy de Virville, Phot. Bouan, Imp.

Source MNHN Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. III.

5. — Végétation littorale d'un rocher isolé.
(Dominance du *Tenarea tortuosa*).

AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

6. — Végétation littorale d'un rocher isolé.
(Dominance du *Rissoella verruculosa*).

Source MNHN Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. IV.

7. — Trottoir à *Tenarea tortuosa*.

AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

8. — Détail du Trottoir à *Tenarea tortuosa*.

Source MNHN Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. V.

AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

9 — Vague déferlant sur le Trottoir à *Tenarea tortuosa*.

J. FELDMANN, Phot. BOUAN, Imp.

10. — Végétation littorale au Cap du Troc.

Source MNHN Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. VI.

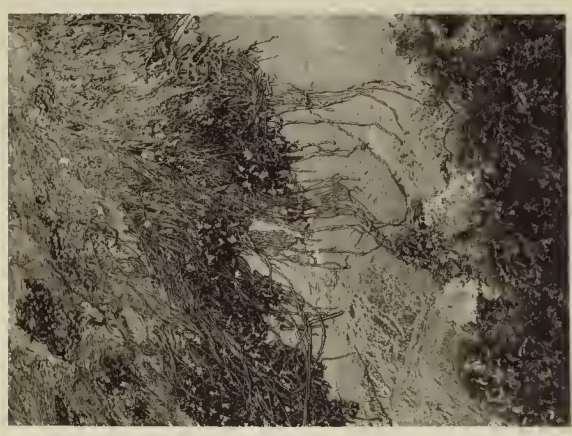
11. — Aspect printanier des associations à *Rissoella verruculosa* et à *Tenarea tortuosa*.

J. Feldmann, Phot. Bouan, Imp.

12. — Ceinture de *Rissoella verruculosa*.
Au-dessous *Cystoseira abrotanifolia* et Mélobésiées.

Source : MNHN, Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl VII.



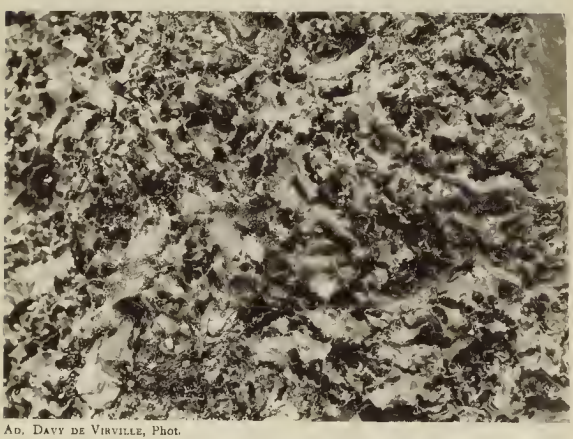
14. — Associations à *Porphyra leucosticta*, à *Rissoella verrucalosa*, à *Nemoderma tingitanum* et à *Cystoseira mediterranea*.

13. — Associations à *Rissoella verruculosa*, à *Nemoderma tingitanum* et à *Corallina mediterranea*.

J. Feldmann, Phot. Bouan, Imp.

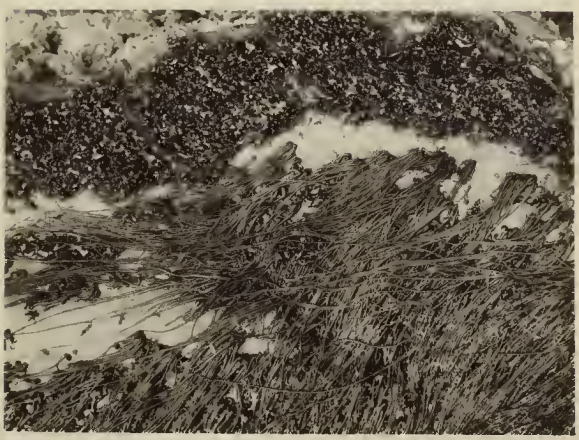
Source MNHN Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. VIII.



AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

15. — Association à *Rissoella verruculosa*.

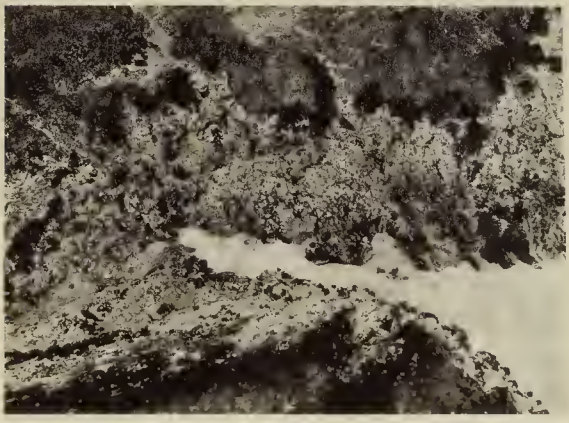


J. FELDMANN, Phot. BOUAN, Imp.

16. — *Rissoella verruculosa* et *Nemalion helminthoides*.

Source MNHN Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. IX.



17. — Trottoir à *Tenarea tortuosa* avec Moules.

AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

18. — *Tenarea tortuosa* et Moules (détail).

Source : MNHN, Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. X.

19. — Ceinture de *Rissoella verruculosa* et Trottoir à *Tenarea tortuosa*.

AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

20. — Association à *Dictyopteris membranacea* et à *Phyllaria reniformis*.

Source : MNHN, Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. XI.

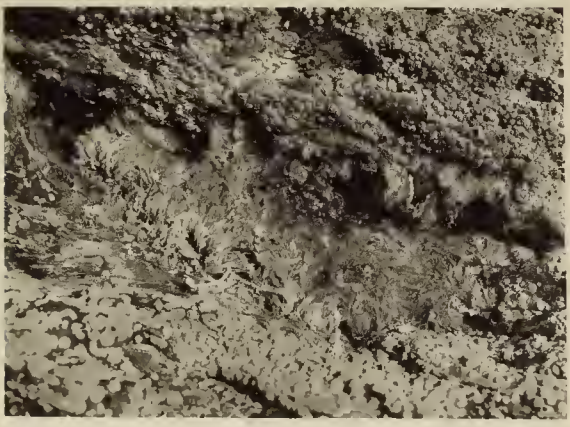
22. — *Cystoseira abrotinifolia.*

21. — Association à *Cystoseira mediterranea* (détail).

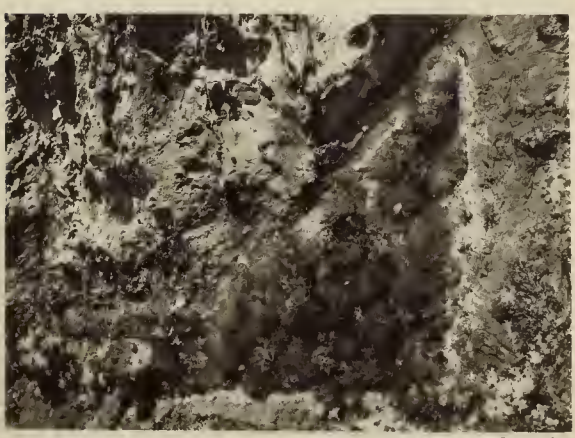
AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

Source : MNHN, Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. XII.



23. — Cuvette à *Enteromorpha compressa*.



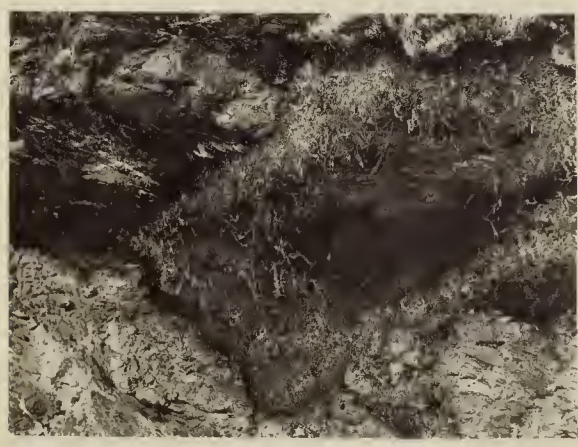
AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

24. — Cuvette à *Ulva lactuca*.

Source : MNHN, Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. XIII.

26. — Petite cuvette infralittorale à végétation variée (*Cystoseira elegans* en particulier).



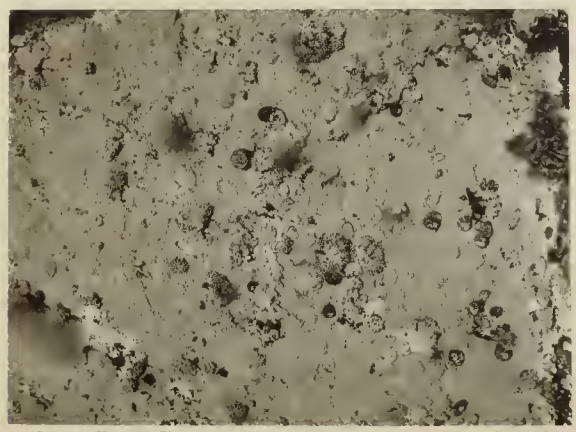
25. — Cuvette littorale à *Enteromorpha intestinalis*.

AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

Source : MNHN, Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. XIV.

27. — Cuvette à Lithothamniées (station battue).

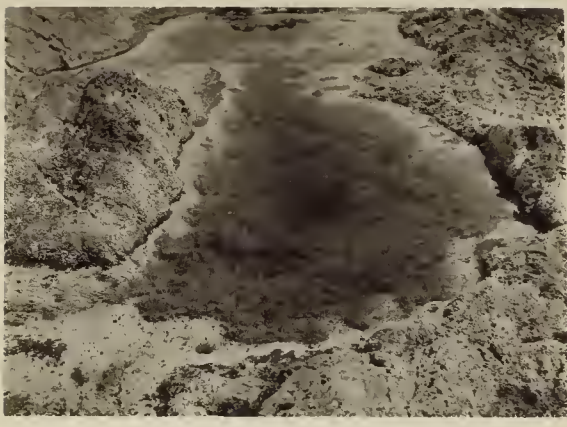


AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

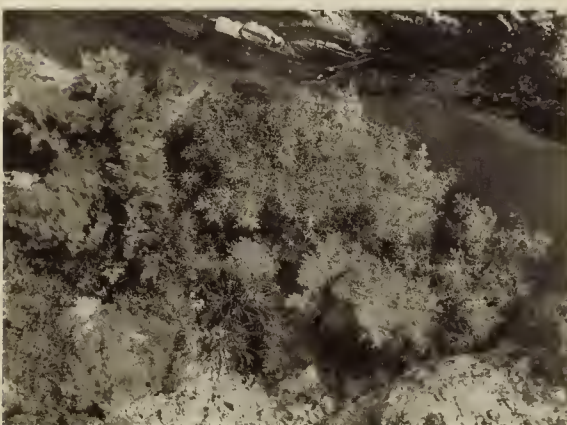
28. — Détail de la cuvette précédente.

Source : MNHN, Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. XV.



29. — Grande cuvette à *Cystoseira discors*.



AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

30. — Cuvette à *Cystoseira abrotanifolia* et *C. elegans*.

Source MNHN Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. XVI.

31. — Végétation des stations calmes et peu profondes *(Padina pavonia, Cystoseira abrotanifolia, Cladostephus verticillatus, Halopteris scoparia,* etc...)

AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

32. — Cuvette infralittorale en communication avec la mer, abondance du *Dilophus Fasciola.*

Source MNHN Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. XVII.

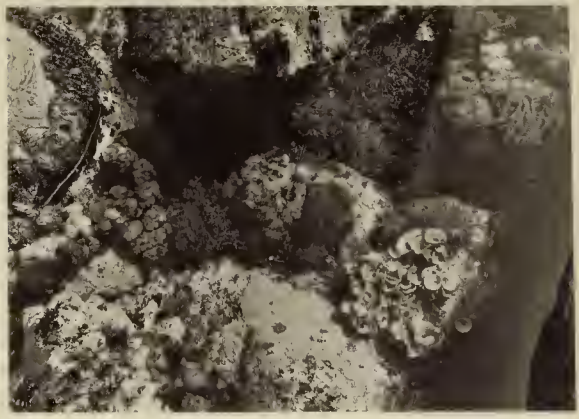
33. — *Cystoseira abrotanifolia.*

AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

34. — *Hypnea musciformis.*

Source : MNHN, Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. XVIII



35. — Végétation de station calme et peu profonde avec *Padina pavonia*, *Halopteris scoparia* couvert de *Falkenbergia Hillebrandii* et *Asparagopsis armata*.

AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

36. — Cuvette infralittorale en communication avec la mer avec *Cystoseira elegans*, *Dictyota implexa*, *Asparagopsis armata*, etc.

Source MNHN Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. XIX.

37. — *Padina pavonia.*

Ad. Davy de Virville, Phot. Bouan, Imp.

38. — *Acetabularia mediterranea.*

Source : MNHN, Paris

VÉGÉTATION MARINE DE LA MÉDITERRANÉE. — Pl. XX.

39. — *Posidonia oceanica.*

AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot. BOUAN, Imp.

40. — *Posidonia oceanica* et *Zostera marina.*

Source MNHN